

HABITAT – AUFTEILUNG BEI SYMPATRISCHEN PAPAGEIEN DES SÜDLICHEN AMAZONASGEBIETES

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von
PAUL ROTH
von Dietikon ZH

Begutachtet von
Herrn Prof. Dr. Hans Burla, Zoologisches Museum
der Universität Zürich
und
Herrn Dr. Helmut Sick, Museu Nacional, Rio de Janeiro

Zürich 1982

Zentralstelle der Studentenschaft

HABITAT – AUFTEILUNG BEI SYMPATRISCHEN PAPAGEIEN DES SÜDLICHEN AMAZONASGEBIETES

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der Philosophischen Fakultät II
der Universität Zürich

von
PAUL ROTH
von Dietikon ZH

Begutachtet von
Herrn Prof. Dr. Hans Burla, Zoologisches Museum
der Universität Zürich
und
Herrn Dr. Helmut Sick, Museu Nacional, Rio de Janeiro

Zürich 1982
Zentralstelle der Studentenschaft



INHALTSVERZEICHNIS

	Seite
1. Einleitung	1
2. Untersuchungsgebiet und Methoden	2
3. Die in der Region vorkommenden Arten	6
4. Ergebnisse	
A. Die Sitzbäume	9
a. Standort der Sitzbäume	9
b. Höhe der Sitzbäume	10
c. Sitzplatzhöhe	10
d. Der Sitzast	10
B. Die Waldstruktur	11
C. Tages- und Jahresperiodik	13
a. Tagesaktivität	13
b. Jahresperiodik	14
D. Die Brutzeiten	14
E. Die Diät	15
a. Früchte und Samen	15
b. Blüten	17
c. Animalische Nahrung	17
d. Algen	18
e. Barreiros	19
f. Ueberschneidungen in der Ernährung zwischen den Papageienarten	20
g. Ueberschneidungen in der Ernährung mit anderen Arten	20
F. Grösse und Gewicht	22
G. Schnabelbau	24

H. Ernährungsstrategien bei den untersuchten Papageien	25
a. Reine Spezialisten	26
b. Teilspezialisten	28
c. Generalisten	32
5. Diskussion	36
6. Zusammenfassung	39
7. Literaturverzeichnis	41
8. Tabellen	43
9. Abbildungen	56

1. EINLEITUNG

Seit MacArthur 1958 eine grundlegende Studie über Habitatunterschiede bei koexistierenden Waldsängern (Fam. Parulidae) veröffentlichte, haben zahlreiche Autoren bei verschiedenen Tiergruppen zu ergründen versucht, auf welche Weise verwandte Arten, die den gleichen Lebensraum bewohnen, die Ressourcen untereinander aufteilen. Man beruft sich auf die theoretische Annahme, dass konkurrierende Arten einander schädigen, und dass schwächere Konkurrenten lokal verdrängt und regional zum Verschwinden gebracht werden, falls nicht die ökologische Nische jeder konkurrierenden Art mehr oder weniger verschieden ist von den Nischen anderer Arten. Zwar mögen sich die Nischen teilweise decken, doch bleibt jeder Art ein eigener Nischenanteil, der von anderen Arten kaum beansprucht wird und ihr Refugium darstellt.

Nicht nur bei MacArthur's Waldsängern, sondern auch bei anderen Vogelgruppen zeigte sich, dass die Arten zwar den gleichen Biotop bewohnen, etwa einen Wald, darin aber unterschiedliche Habitate oder Habitatteile besetzen, zum Beispiel unterschiedliche Waldtypen, unterschiedliche Schichten (Baumschicht, Strauchschicht, Krautschicht etc.), unterschiedliche Bereiche innerhalb eines Baumes (untere Äste, obere Äste/stammnahen Bereich, inneren und äusseren Kronenbereich etc.) oder verschieden strukturierte Äste (dünne Äste, dicke Äste/waagrechte Äste, geneigte Äste etc.).

Stellt man bei Nahrungsanalysen fest, dass koexistierende verwandte Arten Verschiedenes fressen, mag der Grund darin liegen, dass sie in unterschiedlichen Habitaten nicht das Gleiche finden.

Vor dem Hintergrund solcher Theorien und Erfahrungen versuchte ich, an einem Ort im südlichen amazonischen Waldgebiet das Koexistieren mehrerer Papageienarten ökologisch zu

verstehen. Da die Lebensweise der betreffenden Papageien bisher feldornithologisch kaum untersucht wurde, führte mich das Projekt in mancher Beziehung auf Neuland.

2. UNTERSUCHUNGSGEBIET UND METHODEN

Der Rio Aripuanã ist mit mehr als 1000 km Länge einer der wichtigsten rechtsseitigen Nebenflüsse des Rio Madeira. In seiner Hauptrichtung fließt er von Süden nach Norden. An seinem Oberlauf, an den Fällen von Dardanelos liegt der Núcleo Pioneiro Humboldt, auf 10° 19' südlicher Breite und 59° 12' östlicher Länge, 200 m über Meer.

Durch das Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (I N P A) erhielt ich die Möglichkeit, dort eine Freilandarbeit zu machen. In mehr als 2000 Beobachtungsstunden sammelte ich zwischen August 1977 und Juni 1979 die Daten zur vorliegenden Arbeit.

Das Untersuchungsgebiet liegt im südlichen Amazonasbecken, im Norden des brasilianischen Staates Mato Grosso, nahe der Grenze zum Staat Amazonas (Abbildung 1). Das Klima ist gekennzeichnet durch eine Regenzeit von Oktober/November bis zum März und eine Trockenzeit von Mai bis September (Abbildungen 2 und 3). Der Fluss erreicht seinen Höchstwasserstand im Januar/Februar und seinen niedrigsten Wasserstand im September. Die jährliche Niederschlagsmenge beträgt etwas mehr als 2000 mm mit Niederschlagsminima in den Monaten Juni bis August (Abbildung 4). Die mittleren Monatstemperaturen bleiben das ganze Jahr über ziemlich konstant zwischen 25,5° C und 26,7° C (Tabelle 1). Da die Temperaturen während des Jahres ausgeglichen sind, werden die Jahreszeiten nach den Niederschlägen eingeteilt: die Regenzeit wird Winter, die Trockenzeit Sommer genannt.

Entsprechend den klimatischen Gegebenheiten ist tropischer Regenwald die natürliche Vegetationsform. Der Wald der Terra

фирме zeichnet sich aus durch besondere Artenvielfalt der Bäume (einige artenreiche Familien: Leguminosae, Moraceae, Lecythidaceae u.a.) und durch auffälligen Reichtum an Lianen (z.B. Malpighiaceae, Bignoniaceae u.a.) und an Epiphyten (vor allem Bromeliaceae).

Nach HUECK (1966) finden in dieser Region einige Vertreter der östlichen Hyläa ihre Westgrenze, während eine ganze Anzahl von Arten der westlichen Hyläa gerade bis in dieses Gebiet einstrahlen. Andererseits gibt es aber auch Arten, die sowohl in der westlichen Hyläa als auch im Mündungsgebiet des Amazonas zu Hause sind, hier aber fehlen.

Ahnliches spiegelt sich in der Vogelwelt wider. HAFFER (1974) zählt die Region zum Verbreitungszentrum Madeira - Tapajós mit eigenständigen Arten wie Pyrrhura rhodogaster, Capito dayi, Dendrocolaptes hoffmannsi u.a., die auf das Gebiet zwischen dem Rio Madeira und dem Rio Tapajós beschränkt sind. Es gibt aber auch westliche Arten, die hier ihre Ostgrenze erreichen (z.B. Pionopsitta barrabandi, Pteroglossus castanotis u.a.) und östliche Arten, die hier ihre Westgrenze haben (z.B. Pteroglossus bitorquatus, Pipra nattereri u.a.).

Abbildung 5 zeigt eine Kartenskizze des Untersuchungsgebietes. Da Papageien im Waldesinnern in den Baumkronen nur selten zu entdecken sind und sich kaum beobachten lassen, war ich für meine Beobachtungsgänge auf vorhandene Schneisen angewiesen. Ich benützte vor allem die Strasse nach Fontanilhas, die Estrada de Boião sowie die Flugzeugpiste und die Strasse nach der Colônia dos Patos. Diese Routen schritt ich regelmässig ab und protokollierte dabei die Begegnungen mit Papageien.

Bei Flugbeobachtungen notierte ich mir neben Datum, Zeit und Wetter den Ort, die Anzahl der Vögel, Flughöhe und Flugrichtung.

Für sitzende Papageien waren meine Notizen umfangreicher und hielten vor allem Daten fest, die über die Habitatstruktur

Auskunft geben können. Ich notierte folgende Angaben: Papageienart, Anzahl der Vögel, Ort, Datum und Zeit, Wetter, Art der Aktivität. Als Stichprobenfläche für die Habitatbeschreibung wählte ich jeweils die Fläche eines Kreises mit einem Radius von etwa zehn Metern und dem Sitzbaum als Mittelpunkt. Auf der Stichprobenfläche schätzte ich Höhe und Deckungsgrad der einzelnen Vegetationsschichten: K_1 = obere Kronenschicht, K_2 = untere Kronenschicht, M = Mittelschicht, Str = Strauchschicht und Kr = Krautschicht. Der Deckungsgrad ist gegeben durch den Anteil der Stichprobenfläche, der vom Laub einer einzelnen Schicht bei senkrechter Projektion auf die Fläche bedeckt würde. Da die Schätzung dieses Anteils ungenau ist, wurde die Klassierung grob gewählt: fehlend, 0 - 25%, 25 - 50%, 50 - 75%, mehr als 75%.

Beim Sitzbaum machte ich Angaben über den Standort und die Höhe des Baumes, über die Höhe des ersten Astes und über die Belaubung, sowie über die Baumart, wenn die Vögel im betreffenden Baum am Fressen waren.

Zur näheren Beschreibung des Sitzplatzes protokollierte ich die Höhe des Sitzplatzes, Durchmesser und Neigungswinkel des Sitzastes sowie die Belaubung am Sitzplatz selbst.

Bei Futterpflanzen stellte ich die Grösse der Früchte und ihre Verteilung am Baum fest; die Härte der Früchte kann sich durch den Reifeprozess innert relativ kurzer Zeit stark ändern, ausserdem sind verschiedene Teile einer Frucht unterschiedlich hart, und anhand der Direktbeobachtungen oder der unter dem Baum gefundenen Reste kann nicht immer entschieden werden, welche Fruchtteile von einer Papageienart gefressen werden. So beschränkte ich mich bei der Aufnahme des Härtegrades, wo sie einigermassen möglich war, auf eine grobe Klassierung: weich, mittel und hart. Im weiteren versuchte ich festzustellen, welche Vogel- oder eventuell auch Säugetierarten die gleiche Pflanzenart als Nahrung nutzten.

Besondere Schwierigkeiten bereitete die Bestimmung der Futterpflanzen. Nicht selten mussten Pflanzenproben aus 30 - 40 m hohen Bäumen heruntergeholt werden. Alle Proben wurden präpariert und zur Bestimmung an die botanische Abteilung des INPA nach Manaus gesandt. Selbst dort war die Bestimmung bis auf die Art nicht immer möglich.

Von verschiedenen Papageienarten hielten wir Vögel in Volieren, um Fressverhalten, Aktivitätszeiten und die Stimme näher zu studieren. Auf Gefangenschaftsbeobachtungen wird in der vorliegenden Arbeit nur eingegangen, sofern sie im Zusammenhang mit Freilandbeobachtungen diese unterstützen oder ergänzen.

Im August 1979 hatte ich im Museu Goeldi in Belém Gelegenheit, an Sammlungsexemplaren verschiedene Schnabelmasse zu nehmen. Gleiche Messungen hatte ich früher schon an gefangenen Vögeln durchgeführt.

Die Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn Prof.Dr.H.Burla, dem ich für seine Unterstützung und sein Interesse danke. Herr Dr. H.Sick vom Museu Nacional in Rio de Janeiro beriet mich in feldornithologischen Belangen; ihm möchte ich für seine Ratschläge und Anregungen danken. Herr Dr. W.E.Kerr verschaffte mir die Möglichkeit, die Feldarbeit im Núcleo Pioneiro Humboldt durchzuführen; ihm und seinem Nachfolger, Herrn Dr. E.Salati, verdanke ich die Gastfreundschaft sowie die materielle und finanzielle Hilfe, die das Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA) mir gewährte. Die jeweiligen Leiter des Núcleo in Aripuanã unterstützten mich an Ort und Stelle und erleichterten mir die Arbeit. Herr Dr. F.C.Novaes gewährte mir Zutritt in die Sammlung des Museu Goeldi in Belém. Frau Dr. Marlene Freitas da Silva und Herr Dr. William Rodrigues von der Botanischen Abteilung des INPA bestimmten die gesammelten Futterpflanzen. Mit meinen Kollegen Anthony B.Rylands und José Marcio Ayres konnte ich Erfahrungen austauschen und wertvolle Diskussionen führen, ebenso mit Frl. Dr. Dominique Homberger, Baton Rouge, Louisiana.

Besonderer Dank gebührt meiner Frau Ingrid, die die Härten des Urwaldlebens nicht scheute und mir während der ganzen Arbeit stets mit Rat und Tat zur Seite stand.

3. DIE IN DER REGION VORKOMMENDEN ARTEN

NOVAES (1976) führt in seiner Liste "Aves do rio Aripuanã" 11 Papageienarten für die Region des Rio Aripuanã auf. Ara maracana, den er nach NAUMBURG (1930) für den grössten Nebenfluss des Rio Aripuanã, den Rio Roosevelt, zitiert, konnte er am Rio Aripuanã nicht beobachten, und auch ich selbst habe diese Art nie angetroffen. Den verbleibenden 10 Arten seiner Liste konnte ich weitere 6 Arten hinzufügen, die ich in der folgenden Aufzählung mit * markiere. Beschreibungen und Abbildungen der einzelnen Arten finden sich z.B. in FORSHAW's "Parrots of the world" (1973).

Ara chloroptera: Grünflügelara oder Dunkelroter Ara; etwa 90 cm lang, etwa 1300 g schwer. Er kommt von Ost-Panama an südwärts vor, in Südamerika östlich der Anden bis Nordargentinien. Die grösste Art im Untersuchungsgebiet.

Ara macao: Arakanga oder Hellroter Ara; etwa 85 cm lang, etwa 1100 g schwer. Er kommt in Mittelamerika vor und in Südamerika östlich der Anden südwärts bis Bolivien und Nord - Mato Grosso in Brasilien.

Ara ararauna: Ararauna oder Gelbbrustara; etwa 86 cm lang, etwa 1000 g schwer. Seine Verbreitung ist fast gleich wie jene von Ara chloroptera.

* Ara severa: Rotbugara; 46 cm lang, etwa 400 g schwer. Verbreitung: von Ost-Panama südwärts bis Nord-Bolivien und Süd-Bahia in Brasilien. Im südlichen Teil des Verbreitungsgebietes unterscheidet man die etwas grössere Unterart A.s.castaneifrons.

* Ara manilata: Rotbauchara; 50 cm lang, etwa 420 g schwer. Verbreitung: Trinidad, die Guianas, Nord- und Südost-Venezuela, Kolumbien östlich der Anden, Nordost-Peru und in Brasilien von

Mato Grosso und Goiás bis West-Bahia.

* Aratinga leucophthalmus: Pavuasittich; 32 cm lang, etwa 180 g schwer. Verbreitung: von den Guianas, Venezuela und Ost-Kolumbien südwärts bis Nord-Argentinien und Nord-Uruguay. Im Untersuchungsgebiet kommt die Nominatform A.l.leucophthalmus vor.

* Aratinga weddellii: Weddellsittich; 28 cm lang, etwa 105 g schwer. Er kommt von Südost-Kolumbien durch Ost-Ecuador bis Ost-Peru und Nordost-Bolivien vor, ebenfalls in Brasilien in West-Mato Grosso und im südlichen Amazonasgebiet vom Rio Juruá bis zum Rio Madeira. Die Art scheint ihr Verbreitungsareal etwas auszuweiten. Im Untersuchungsgebiet zeigten sich die ersten Exemplare im April 1978.

Pyrrhura rhodogaster: Rotbauchsittich; 24 cm lang, etwa 90 g schwer. Verbreitung: Nord-Brasilien südlich des Amazonas zwischen Rio Madeira und Rio Tapajós, im Süden bis Nord - Mato Grosso.

Pyrrhura picta: Rotzügelsittich; 22 cm lang, etwa 60 g schwer. Verbreitung: die Guianas, Venezuela südlich des Orinoko und durch das Amazonas-Becken in Nord Brasilien bis Südost-Peru und Nord-Bolivien; auch in Nord-Kolumbien. Im Untersuchungsgebiet kommt P.p.amazonum vor.

Brotogetis chrysopterus: Goldflügel- oder Braunkinnsittich; 16 cm lang, etwa 70 g schwer. Verbreitung: Amazonas-Gebiet in Brasilien, Ost-Venezuela und die Guianas. B.c.chrysosema ist beschränkt auf den Rio Madeira und seine Nebenflüsse in den Staaten Amazonas und Mato Grosso in Brasilien.

* Tuit huetii: Schwarzstirnpapagei; 15,5 cm lang, 55 - 60 g schwer. Verbreitung: vier voneinander getrennte Areale:
1) Nord-Guiana und angrenzendes Venezuela. 2) Südost-Kolumbien und Ost-Ecuador. 3) Ost-Peru. 4) Nordost-Brasilien, südlich des Amazonas zwischen dem unteren Rio Tocantins und Belém, südlich bis nördlichstes Goiás und Süd-Pará (Serra do Cachimbo). Das Gesamtverbreitungsareal des Schwarzstirnpapageis dürfte

wohl zusammenhängender sein. Ich beobachtete die Art wenige Male im Untersuchungsgebiet und einmal in der Gegend von Manaus. Beide Beobachtungsorte liegen ausserhalb der bis heute bekannten Verbreitungsgrenzen zwischen den Arealen 3 und 4. Da keine erkennbaren Rassen auftreten, wäre es möglich, dass die vier bekannten Areale die Grenzen der Gesamtverbreitung anzeigen.

Pionopsitta barrabandi: Goldwangenpapagei; 25 cm lang, etwa 180 g schwer. Verbreitung: oberes Amazonas-Becken von Süd-Venezuela südwärts bis Nordwest-Mato Grosso, Brasilien, und westwärts bis Ost-Ecuador. Südlich des Amazonas ist P.b. aurantiigena anzutreffen.

Pionus menstruus: Schwarzohrpapagei; 28 cm lang, etwa 250 g schwer. Verbreitung: Süd-Costa Rica bis Nord-Bolivien und Zentral-Brasilien; auch auf Trinidad. In Zentral-Brasilien in Mato Grosso und Goiás kommt die Nominatform P.m.menstruus vor, die Vögel des Untersuchungsgebietes sind aber blasser gefärbt als typische P.m.menstruus.

Amazona ochrocephala: Gelbscheitelamazone; 35 cm lang, etwa 450 g schwer. Verbreitung: von Zentral-Mexiko südwärts bis zum Amazonas-Becken und Ost-Peru. Auch auf Trinidad. Die im Gebiet vorkommende Unterart ist A.o.nattereri.

- * Amazona farinosa: Mülleramazone; 38 cm lang, etwa 550 g schwer. Verbreitung: von Süd-Mexiko südwärts bis Nord-Bolivien und Zentral- und Ost-Brasilien. Im gesamten brasilianischen Verbreitungsgebiet kommt die Nominatform A.f.farinosa vor.

Deroptylus accipitrinus: Fächerpapagei; 35 cm lang, etwa 280 g schwer. Verbreitung: Amazonas-Becken von den Guianas westwärts bis Südost-Kolumbien und Nordost-Peru; südlich des Amazonas von Ost-Pará westwärts bis zum Rio Tapajós und südlich bis Nord-Mato Grosso. Südlich des Amazonas findet man D.a.fuscifrons. Das Untersuchungsgebiet liegt ausserhalb des von FORSHAW angegebenen Areales.

Unter ungünstigen Sichtbedingungen, etwa bei Gegenlicht, konnten die beiden Rotaras nicht immer sicher unterschieden werden, auch die beiden Amazona-Arten nicht. Für die Rotaras fand ich auch in der Stimme kein sicheres Unterscheidungsmerkmal. Alle übrigen Arten sind nach ihren Lautäusserungen eindeutig bestimmbar.

In Tabelle 2 sind für jede Art die Anzahl der Beobachtungen von Vögeln im Flug und die mittlere Gruppengrösse angegeben. Die Multiplikation beider Zahlen ergibt ein Mass für die relativen Häufigkeiten der Arten im Untersuchungsgebiet.

4. ERGEBNISSE

A. DIE SITZBAEUME

Um die Charakteristiken der von den verschiedenen Arten benutzten Bäume zu ermitteln, wurden bei jeder Beobachtung sitzender Papageien Standort und Höhe des Sitzbaumes aufgenommen. Die Ergebnisse sind in den Tabellen 3 und 4 zusammengestellt.

a. Standort der Sitzbäume.

Papageien sind gute und kräftige Flieger. Fast alle Arten fliegen über den Baumkronen des Waldes und legen täglich grössere Strecken zurück, um die in ihrem Areal weit verstreuten Ressourcen wie Futterbäume, Badeplätze und Mineralaufnahmestellen zu besuchen. Es ist daher verständlich, dass die meisten Arten häufig Bäume anfliegen, die sich von der Umgebung abheben und leicht zugänglich sind, das heisst, aus der Kronenschicht herausragende, freistehende oder am Waldrand stehende Bäume. Erfüllt ein Futterbaum diese Bedingungen nicht, wird normalerweise zuerst ein anderer, nahe stehender Baum angeflogen.

Nur drei Arten, nämlich die beiden Pyrhura-Arten und Pionopsitta barrabandi, halten sich regelmässig auf Bäumen in dichtem Bestand auf (Tabelle 3a). Dies sind auch die Arten, die eher im

Waldesinnern fliegen als über dem Wald. P.barrabandi benutzt höhere Bäume als die beiden Pyrrhura-Arten. 46% der für P.barrabandi protokollierten Bäume sind höher als 25 m, bei P.picta nur 27% und bei P.rhodogaster gar nur 18%.

Von den zwei Pyrrhura-Arten ist P.rhodogaster gesichert häufiger in dichten Beständen, vor allem in Sekundärvegetation, anzutreffen (Tabelle 3b: 2 x 2 Kontingenztafel, $\chi^2=10,72$, $p<0,01$).

b. Höhe der Sitzbäume.

Tabelle 4 zeigt, dass für die beiden Rotaras die maximalen Beobachtungszahlen in Bäumen von über 30 m Höhe liegen. Die Amazona-Arten halten sich ebenfalls in hohen Bäumen auf, die Beobachtungsmaxima liegen in Bäumen von 25 bis 35 m Höhe. Bäume, die 15 bis 30 m hoch sind, werden von Deroptylus accipitrinus, Aratinga weddellii und Pionopsitta barrabandi benutzt, während die Pyrrhura-Arten am häufigsten in Bäumen beobachtet werden, die weniger als 25 m hoch sind. Bei den übrigen Arten sind die Beobachtungen regelmässiger auf die einzelnen Höhenklassen verteilt, und deutliche Maxima sind nicht festzustellen.

c. Sitzplatzhöhe.

Da die Sitzplatzhöhe nicht unabhängig ist von der Höhe der Sitzbäume, sind die Befunde bei beiden Werten ähnlich: am höchsten sitzen die grossen Aras und die Amazonen, am niedrigsten die Pyrrhura-Arten (Tabelle 5).

d. Der Sitzast.

Papageien sind mit ihren Greiffüssen, den starken Krallen und dem kräftigen, gebogenen Schnabel zum Klettern gut ausgerüstet. Sie sind befähigt, Aeste aller Neigungswinkel zu benutzen. Zu längerem Sitzen aber, oder zum Fressen, vor allem wenn das Futter mit dem einen Fuss festgehalten wird, benutzen alle Arten am häufigsten Aeste mit Neigungswinkeln von 0 bis 30°.

Eine enge Korrelation besteht zwischen der Dicke der Aeste und dem Gewicht und der Grösse der einzelnen Arten. Die meisten

Sitzäste der kleinsten Arten haben einen Durchmesser von weniger als 2 cm, obwohl hier nach oben hin keine Begrenzung vorhanden ist; für die grössten Arten ist der Sitzast normalerweise dicker als 3 cm, nach unten hin ist die Astdicke begrenzt. Die durchschnittlichen Durchmesser der Sitzäste für die verschiedenen Arten stehen in Tabelle 6.

Ara manilata nimmt eine Sonderstellung ein. Fast den ganzen Tag über hält er sich in einem lockeren Buriti-Bestand (Mauritia spec.) auf; die Art scheint sich fast ausschliesslich von den Früchten dieser Palme zu ernähren. Morgens und abends, jeweils ungefähr von 6.30 bis 8.30 Uhr und von 15.30 bis 17.00 Uhr, unternimmt sie Flüge zu Badeplätzen, anderen Nahrungsplätzen und Mineralaufnahmestellen. Vor allem am Morgen versammeln sich bei dieser Gelegenheit vor dem eigentlichen Wegflug Gruppen, die weit über 100 Individuen gross sein können, in markanten, meist abgestorbenen, freistehenden Bäumen, wo sie Gefiederpflege betreiben und am morschen Holz herumnagen. Die Daten über die durchschnittliche Dicke der Sitzäste stammen hauptsächlich von Beobachtungen in solchen Sammelbäumen und geben für diese Art einen zu hohen Wert.

B. DIE WALDSTRUKTUR

Im tropischen Regenwald lassen sich fünf verschiedene Schichten unterscheiden: obere und untere Kronenschicht, mittlere Baumschicht, Strauchschicht und Krautschicht. An den Standorten der Sitzbäume wurden jeweils die Höhe und der Deckungsgrad der Schicht aufgenommen. Kraut- und Strauchschicht haben für Papageien kaum Bedeutung, so dass ich mich bei der Aufnahme auf die drei Baumschichten beschränkte.

Höhe und Deckungsgrad der Schichten sind über das ganze Untersuchungsgebiet einheitlich. Ausnahmen bilden lediglich Rodungen. Zwischen den verschiedenen Papageienarten sind deshalb nur minimale Unterschiede zu erwarten.

Bei der oberen Kronenschicht fällt auf, dass der Deckungsgrad mit weniger als 25% meist gering ist. Dies hängt damit zusammen, dass herausragende Bäume als Sitzbäume benützt werden, Bäume also, die Elemente einer nicht geschlossenen oberen Kronenschicht sind. Ara chloroptera und Pionopsitta barrabandi besuchen am häufigsten Bestände mit einer weniger offenen oberen Kronenschicht mit Deckungsgraden zwischen 25 und 50%. Die zwei Pyrrhura-Arten sind in diesen Beständen fast gleich häufig zu finden wie in den offenen mit weniger als 25% Deckung.

Die Resultate bei der Höhe der oberen Kronenschicht müssen im Zusammenhang mit der Höhe der Sitzbäume gesehen werden, auch wenn sie sich nicht völlig mit diesen decken. Maximale Beobachtungshäufigkeiten in den höchsten Beständen mit mehr als 40 m gab es für Ara macao, Ara severa und Aratinga leucophthalmus. Die folgende Kontingenztafel zeigt, dass zwischen den beiden roten Aras offenbar ein Unterschied besteht:

Vogelart \ Höhe der oberen Kronenschicht	bis 40 m	mehr als 40 m	total
<u>Ara macao</u>	20	18	38
<u>Ara chloroptera</u>	0	12	12
total	20	30	50

Deroptyus accipitrinus hält sich in niederen Beständen von weniger als 30 m am häufigsten auf, während die Beobachtungsmaxima bei den übrigen Arten in Beständen von 30 bis 35 m Höhe liegen.

In der unteren Kronenschicht ist der Deckungsgrad normalerweise gering; er liegt in den meisten Fällen bei weniger als 25%. Nur für vier Arten verzeichnete ich grösste Häufigkeiten in Beständen, die in der unteren Kronenschicht eine Deckung von mehr als 50% haben, nämlich für Ara chloroptera, Pyrrhura rhodogaster, Pionopsitta barrabandi und Amazona farinosa. Die meisten Höhen dieser Schicht liegen zwischen 18 und 25 m, und

die Beobachtungshäufigkeiten der einzelnen Arten für verschiedene Höhen unterscheiden sich nur wenig. Die Höhe, in der sich Ara und Aratinga aufhalten, ist meist grösser als 24 m und somit grösser als die der übrigen Arten.

Im allgemeinen ist der Deckungsgrad in der Mittelschicht grösser als in den beiden höheren Schichten, normalerweise mehr als 50%. Die relativen Beobachtungshäufigkeiten in den verschiedenen Deckungsgrad-Klassen sind für alle Arten ähnlich. Abgesehen von wenigen Ausnahmen liegen die Höhen der Mittelschicht zwischen 10 und 18 m.

C. TAGES- UND JAHRESPERIODIK

a. Tagesaktivität.

Abbildung 6 zeigt die tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Beobachtungszahlen verglichen mit jener meiner Beobachtungsstunden. Das Aktivitätsmuster für die Papageien, das sich aus der Gesamtzahl der Beobachtungen ergibt, ist zweigipflig und hat ein frühes Maximum zwischen 8 und 9 Uhr und ein spätes Maximum zwischen 16 und 17 Uhr.

Für die Flugaktivität (Tabelle 7) liegt das frühe Maximum bei fünf Arten zwischen 7 und 8 Uhr, also früher als das Gesamtmaximum, und zwar bei Ara ararauna, Ara manilata, Pionopsitta barrabandi, Amazona ochrocephala und Deroptyus accipitrinus.

Für die Fressaktivität finden wir nur noch zwei Arten, die ihr Aktivitätsmaximum früher als die übrigen Arten, nämlich zwischen 7 und 8 Uhr, haben; dies sind Amazona farinosa und Deroptyus accipitrinus (Tabelle 8).

Am Nachmittag beginnen die beiden Pyrrhura-Arten und Brotoyeris chrysopterus früher zu fliegen als die übrigen (Tabelle 7), und die Fressaktivität ist für diese Arten und Deroptyus accipitrinus gleichmässiger verteilt. Amazona ochrocephala und Ara severa haben ihre maximale Fressaktivität am Abend erst nach 17 Uhr, also später als andere Arten (Tabelle 8). Zusammen mit Ara

manilata und den beiden Amazona-Arten hat Deroptylus accipitrinus seine abendliche Flugaktivität später als die übrigen Arten, nämlich erst zwischen 17 und 18 Uhr (Tabelle 7).

Die Zweigipfligkeit des täglichen Aktivitätsmusters ist in der Trockenzeit ausgeprägter als in der Regenzeit. Dies hängt wohl damit zusammen, dass dann die Hitze die Aktivität in den Mittagstunden stärker dämpft als in der Regenzeit, wenn der Himmel meist bedeckt ist, und dass viele Arten in der Trockenzeit während der Morgenstunden ausgedehnte Flüge zu den Badeplätzen unternehmen und deshalb häufiger beobachtet werden können.

b. Jahresperiodik.

Die meisten Arten sind während des ganzen Jahres regelmässig anzutreffen, werden aber während der Trockenzeit auffälliger, da sie täglich grössere Strecken fliegen.

Ara macao ist in der Regenzeit, etwa von November bis Mai, am häufigsten zu beobachten, während Ara chloroptera vor allem in der Trockenzeit anzutreffen ist (Tabelle 9). Auch die beiden Amazona-Arten lösen sich zeitlich ab; A. ochrocephala ist häufiger in der Trockenzeit, A. farinosa in der Regenzeit.

Ara manilata ist mit etwa 150 Individuen am zahlreichsten von April bis August; ab September nimmt die Zahl ab, erreicht gegen Ende Jahr mit weniger als 20 Individuen ein Minimum und nimmt dann bis zum April wieder stetig zu. Bei Tuit huetii fallen die Beobachtungen in die Monate Februar bis Juni.

D. DIE BRUTZEITEN

Während der Brutzeit benötigen die Vögel zur Aufzucht der Jungen ein Maximum an Futter. Würden konkurrierende Arten zur gleichen Jahreszeit brüten, wäre der Konkurrenzdruck erhöht. Es ist deshalb zu erwarten, dass sich die Brutzeiten der Arten unterscheiden.

Abbildung 7 gibt einen Ueberblick über die Brutzeiten. Von allen

Arten ausser Ara manilata und Tuit huetii kenne ich die Brutzeiten aus einer Reihe von Einzelbeobachtungen, auf deren Aufführung ich hier verzichte.

Für Ara manilata habe ich keine Beobachtungen, die auf den Zeitpunkt der Brutperiode hindeuten. Es ist anzunehmen, dass ab September, wenn die Zahl der Individuen in der ansässigen Gruppe abzunehmen beginnt, sich die Vögel über ein grösseres Gebiet verteilen, um geeignete Brutplätze zu finden. Ab Februar kehren dann die Vögel mit ihren Jungen zurück. Paare, die keine geeigneten Brutplätze finden oder ihre Brut vorzeitig abbrechen, stossen schon früher wieder zu den dagebliebenen Nichtbrütern. Die Brutperiode dauert also wahrscheinlich von September/Oktober bis in den Januar hinein.

Für Tuit huetii würde die Brutzeit etwa in die Monate September bis Dezember fallen, wenn man annimmt, dass die Vögel kurz nach Abschluss der Brutperiode mit den selbständigen Jungvögeln umherzustreifen beginnen.

Die Brutzeiten der meisten Arten fallen in die zweite Hälfte der Trockenzeit oder in die erste Hälfte der Regenzeit. Die Artenpaare Ara chloroptera/A.macao, Amazona ochrocephala/A. farinosa und Aratinga leucophthalmus/A.weddellii unterscheiden sich jeweils in den Brutzeiten. Bei den beiden Pyrrhura-Arten decken sich die Brutzeiten; Beobachtungen von Jungvögeln im Juni 1979 lassen aber für Pyrrhura rhodogaster auf eine teilweise zweite Brut im Jahr oder eine nicht fixierte Brutperiode schliessen.

E. DIE NAHRUNG

a. Früchte und Samen.

Die meisten Papageien sind unspezialisierte Fruchtfresser. Früchte und Samen bilden den Hauptanteil an ihrer Nahrung. Die Art der gefressenen Früchte hängt von der Grösse des Vogels, der Schnabelstärke und dem Schnabelbau ab. Für Papageienarten,

die sich in solchen Merkmalen gleichen, sind Ueberschneidungen in den Nahrungsspektren zu erwarten.

Von der gleichen Frucht werden aber von verschiedenen Papageienarten nicht immer die gleichen Teile gefressen. So zeigten Beobachtungen an unseren Volierenvögeln, dass die beiden Pyrrhura-Arten von Imbaubarana, Pourouma minor, das Fruchtfleisch frassen, während Pionus menstruus und Pionopsitta barrabandi das Fruchtfleisch abschälten und die Samen frassen. Auch kann dieselbe Frucht von verschiedenen Arten in unterschiedlichen Reifestadien gefressen werden. Ara ararauna frisst die Früchte der Tucumã-Palme, Astrocaryum spec. noch grün; Deroptyus accipitrinus nimmt sie erst, wenn sie reif sind und das Fruchtfleisch orangefarben ist.

Im Untersuchungsgebiet reifen das ganze Jahr über Früchte, die für Papageien als Nahrung in Frage kommen. Am geringsten dürfte das Angebot zu Beginn der Trockenzeit im Mai und zu Beginn der Regenzeit im November sein. Eigentliche Nahrungsengpässe entstehen im Normalfalle aber wohl kaum.

Einige wenige Pflanzenarten wie zum Beispiel Cupiuba, Goupia glabra, werden von mehreren oder von fast allen Papageienarten gefressen. Es kommt vor, dass man in solchen Bäumen verschiedene Arten zusammen beim Fressen beobachtet. Andere Pflanzenarten werden nur von wenigen oder von einer einzigen Papageienart gefressen.

Die Spezialisierung auf fast nur eine Fruchtart finden wir bei Ara manilata. Diese Vögel halten sich fast stets in Beständen der Buriti-Palme, Mauritia spec., auf, und ich konnte die Vögel auch nur die Früchte dieser Palmenart fressen sehen.

Alle anderen Papageien frassen an mehreren Futterpflanzen. Abbildung 8 stellt eine vollständige Liste der festgestellten Futterpflanzen mit den Anzahlen der Fressbeobachtungen für jede Papageienart dar. Einerseits lässt sich daraus das Nahrungsspektrum jeder Papageienart ablesen, andererseits tritt die

Bedeutung einzelner Futterpflanzen zutage. Die von mir ermittelten Nahrungsspektren dürften unvollständig sein, insbesondere bei Arten, die ich nur selten beobachten konnte.

b. Blüten.

Papageien fressen auch Teile von Blüten. Am häufigsten kann man Brotogeris chrysopterus und die beiden Pyrrhura-Arten beim Fressen von Blüten beobachten. Wie Beobachtungen von Amazona ochrocephala und Deropterus accipitrinus zeigen, gehen auch grössere Arten ab und zu an Blüten. Bedeutung haben vor allem Baumarten mit reichlicher Blütenproduktion wie der Pará-Nussbaum, Bertholletia excelsa, oder der Tauarí, Allantoma lineata.

c. Animalische Nahrung.

Bei niederem Wasserstand, vor allem im August und September, konnte ich Brotogeris chrysopterus regelmässig beim Fressen einer Wasserschneckenart aus der Familie der Thiaridae beobachten. Die Vögel fischen die Schnecken aus seichten Stellen des Flusses; oft tauchen sie dazu fast den ganzen Kopf ins Wasser. Mit der erbeuteten Schnecke fliegen sie in einen nahen Busch, halten mit einem Fuss die Schale fest und ziehen mit der Spitze des Oberschnabels das Tier aus dem Gehäuse heraus. Hier und da brechen sie zuvor mit dem Unterschnabel Stücke der Schale weg. Vergleicht man den Schnabel von B. chrysopterus mit dem anderer Schneckenfresser, findet man in der lang ausgezogenen Spitze des Oberschnabels ein ähnlich spezialisiertes Werkzeug wie beim Schneckenmilan, Rostrhamus sociabilis.

Dass auch andere Papageienarten Schnecken fressen, zeigten mir Beobachtungen am Hyazinth-Ara, Anodorhynchus hyacinthinus, ausserhalb des Untersuchungsgebietes. Im Pantanal von Mato Grosso, nahe Poconé, sah ich am 15. September 1979 vier Hyazinth-Aras, wie sie grosse Wasserschnecken aus einem Tümpel fischten und sich damit in einen nahen Baum setzten, um sie zu fressen. Auffälligerweise hat der Hyazinth-Ara ebenfalls eine lang ausgezogene, feine Oberschnabelspitze.

Am 27. April 1979 beobachtete ich vier Pionopsitta barrabandi an einer Pithecellobium spec. beim Fressen von Blättern. Bei genauer Beobachtung stellte ich fest, dass sie gezielt die reichlich vorhandenen, vermutlich von Gallwespen, Cynipoidea, verursachten Gallen der Blätter abfrassen. Ob dabei die Aufnahme tierischen Eiweisses eine Rolle spielte oder die pflanzlichen Gallenstoffe ausschlaggebend waren, bleibt abzuklären.

Im November 1977 besuchte ein Paar von Ara macao regelmässig eine Höhle auf ungefähr 30 m Höhe in einem mehr als 50 m hohen Baum. Ich nahm an, dass es sich um die Bruthöhle handelte. Eine Untersuchung förderte jedoch weder Eier noch Junge zutage; im Mulm auf dem Höhlengrund fand ich aber zahlreiche Käferlarven von mehr als zehn Centimetern Länge, die zur Ueberfamilie der Lamellicornia gehörten. Die Vermutung liegt nahe, dass die Vögel die Höhle zur Aufnahme der Larven aufsuchten. Eventuell benützen sie tierisches Eiweiss als Zusatzfutter bei der Aufzucht ihrer Jungen.

Oft können Aratinga- und Pyrrhura-Arten, seltener auch Ara manilata, dabei beobachtet werden, wie sie Holz und Rinde abgestorbener Bäume absuchen. Es mag sein, dass sie dabei ab und zu Insektenlarven fressen.

d. Algen.

In der Trockenzeit bildeten sich an der sogenannten "Praia de Pedras", am linksseitigen Ufer des Rio Aripuanã, beim Absinken des Wasserspiegels seichte Stellen mit nur schwach fliessendem Wasser. Dort wuchsen Algenrasen, und an leicht zugänglichen Orten wurden die Algenfäden von Brotogeris chrysopterus, weniger häufig auch von Pyrrhura picta, herausgefischt und gefressen. Zwischen neun und elf Uhr versammelten sich an solchen Stellen oft gegen hundert B.chrysopterus, denen sich meist einige wenige, im Höchstfall zehn bis fünfzehn P.picta anschlossen. Beim Herausfischen der Algen zeigte B.chrysopterus mehr Fertigkeit als P.picta, wobei sie über den längeren Schnabel verfügt und den Kopf tiefer eintaucht.

Die Plätze, wo Algen gefressen werden, sind nicht identisch mit den Stellen, wo B.chrysopterus Wasserschnecken fischt.

e. Barreiros.

Zur Deckung des Mineralienbedarfes, insbesondere des Bedarfes an Natrium, nehmen Papageien mineralhaltige Erde auf. Sie besuchen dazu die sogenannten "Barreiros", Stellen, wo mineralhaltige Erde offen zu Tage tritt.

Brotogetis chrysopterus, die beiden Pyrrhura-Arten und Pionopsitta barrabandi benützen Barreiros, die innerhalb des Waldes liegen und relativ kleinflächig sein können. Da die Vögel hier zu Boden müssen, und weil ihnen an solchen Orten der Ueberblick fehlt, sind sie besonders vorsichtig, und die kleinste Störung genügt, um sie zu verjagen. Die einzelnen Arten treffen in kleineren Gruppen am Barreiro ein und bilden dort Grossgruppen, die sich beim Wegfliegen wieder in die Teilgruppen auflösen. Zwischen sieben und acht Uhr trifft morgens als erste Art Pionopsitta barrabandi an den Barreiros ein und hält sich in deren näheren Umgebung auf. Pyrrhura picta ist in diesen Barreiros die häufigste Art; sie kommt normalerweise erst nach acht Uhr, geht aber etwa ab neun Uhr meist als erste Art innerhalb des Barreiros zu Boden, um zu fressen. Sind mehrere Arten gleichzeitig im Barreiro am Fressen, weichen die kleinen Arten den grösseren aus, das heisst, Grösse und Gewicht bestimmen die Reihenfolge der Arten an bevorzugten Stellen.

Pionus menstruus und die Amazona-Arten haben Badeplätze und Barreiros an günstigen Stellen am Flussufer kombiniert. Am Rio Aripuanã gleich oberhalb der Andorinhas-Fälle, nahe dem Núcleo, liegt ein solcher Platz, wo sich in der Trockenzeit täglich gegen tausend P.menstruus und über hundert Amazonen, fast ausschliesslich A.ochrocephala versammelten. Auch kleine Gruppen von Ara manilata besuchten diesen Platz ab und zu.

Die Aras benützen die ausgewaschenen, in der Trockenzeit freiliegenden Steilufer der Flüsse als Barreiros. Für die Popula-

tionen des Untersuchungsgebietes waren die nächsten Stellen am Rio Branco, einem Nebenfluss des Rio Aripuanã, ungefähr 30 km vom Núcleo entfernt. Ara manilata legt die Strecke wohl täglich zurück. Von den grossen Aras konnte ich hie und da hoch Richtung Rio Branco fliegende Gruppen von bis zu 12 Individuen beobachten; dass sie aber regelmässige, tägliche Flüge zu den Barreiros unternehmen, bezweifle ich.

Deropterus accipitrinus und die beiden Aratinga-Arten konnte ich nie in Barreiros nachweisen. Oefters beobachtete morgendliche Flüge grösserer Gruppen von A.leucophthalmus lassen es als wahrscheinlich erscheinen, dass zumindest diese Art ebenfalls Barreiros am Rio Branco aufsucht.

f. Ueberschneidungen in der Ernährung zwischen den Papageienarten.

Wie Abbildung 8 zeigt, kommen zwischen den verschiedenen Arten Ueberschneidungen der Nahrungsspektren vor, und zwar vor allem bei Futterpflanzen, die viel Nahrung anbieten. Zu nennen wären hier Cupiuba, Goupia glabra (Celastraceae), Trema micrantha (Ulmaceae), Muiratinga, Pseudolmedia laevis (Moraceae), mehrere Inga spec. (Leguminosae, Mimosoideae), Acaí, Euterpe spec. (Palmae) und Inajá, Maximiliana regia (Palmae) sowie einige Pouteria spec. (Sapotaceae).

Da die Nahrungswahl mit der Grösse des Vogels und Schnabelproportionen korreliert ist, überschneiden sich die Diäten am meisten bei Arten von ähnlicher Grösse und ähnlichen Schnäbeln. Meist handelt es sich um Artenpaare innerhalb der gleichen Gattung, zum Beispiel die beiden Pyrrhura-Arten, die beiden Amazona-Arten oder die zwei Rotaras. Die ökologische Separierung dieser Artenpaare läuft also nicht über die Nahrung; Habitatstruktur und zeitliche Faktoren spielen eine wichtigere Rolle.

g. Ueberschneidungen in der Ernährung mit anderen Arten.

Ueberschneidungen mit einer ganzen Reihe anderer Fruchtfresser, Säugetieren wie Vögeln, kommen vor. Ich beschränke mich auf die Feststellung qualitativer Ueberschneidungen.

Im Untersuchungsgebiet leben mehr als zehn Affenarten. Der Kapuzineraffe, Cebus apella, zeigt in der Nahrung die stärkste Ueberschneidung mit den grösseren Papageienarten; so frisst er unter anderem verschiedene Palmfrüchte wie Tucumã, Astrocaryum spec., und Inajá, Maximiliana regia. Früchte wie Sorva, Couma spec., und Piquiá, Caryocar spec., werden von verschiedenen Affenarten gefressen. Ausser dem Kapuzineraffen kommen vor allem Weissnasensaki, Chiropotes albinasus, Klammeraffe, Ateles paniscus, Wollaffe, Lagothrix lagothricha, in Frage. Die Nahrung der Krallenäffchen, Callithrix argentata und C. humeralifer, und zum Teil auch des Grauen Springaffen, Calli-
cebus molloch, überschneidet sich eher mit der Nahrung kleiner bis mittelgrosser Papageien. Gemeinsame Futterpflanzen sind beispielsweise Abio-Arten, Pouteria spec., Ingá-Arten, Inga spec., oder Imbauba, Cecropia spec.. In Cecropia konnte ich auch eine weitere Säugetierart einige Male beim Fressen beobachten, nämlich die Tayra, Eira barbata (Fam. Mustelidae). Eine weitere Ordnung der Säugetiere, von der die fruchtfressenden Arten in der Ernährung Ueberschneidungen mit Papageien haben dürften, sind die Fledermäuse, Chiroptera.

Kleinere Früchte sind auch für viele andere Vogelarten attraktiv. Hokko-Hühner, Cracidae, insbesondere Jacús, Penelope superciliaris und P. jacquacu, fressen zum Teil gleiche Früchte wie Papageien, halten sich aber normalerweise in niedrigeren Waldschichten auf als diese. Tukane, Ramphastus und Pteroglossus spec., pflücken weiche, beerenartige Früchte, die vielfach auch von Papageien genommen werden.

Bäume mit kleinen Früchten, aber grossem Nahrungsangebot, ziehen ganze Vogelgilden an; bei Cupiuba, Goupia glabra, zum Beispiel sind es neben Papageien verschiedene Cotingidae und Tyrannidae, die die Früchte fressen, bei Trema micrantha neben den beiden Pyrrhura verschiedene Thraupidae und Coerebidae sowie Tersina viridis, beim Imbauba, Cecropia spec., sind es Thraupidae, Coerebidae, Tersina viridis und dazu eine Spechtart,

Melanerpes cruentatus.

Von den Störlingen, Icteridae, zeigt vor allem der Olivkopf-Stirnvogel, Gymnostinops yurucares, in der Nahrung eine gewisse Ueberschneidung mit den Psittacidae. Die Nahrungsspektren der Pipridae und Psittacidae scheinen sich nicht oder nur geringfügig zu überschneiden.

In den Barreiros, den Mineralaufnahmestellen, treffen wir neben den Papageien noch andere Tierarten. Unter den Säugetieren sind es Tapir, Tapirus terrestris, und Halsband- und Weissbartpekari, Tayassu tajacu und T. albirostris, die in die Barreiros kommen. Die Pekaris bewahren durch ihre regelmässigen Besuche und durch Suhlen die Barreiros vor einer neuen Ueberwachsung und halten sie offen. Auch Brüllaffe, Alouatta belzebul, und Klammeraffe, Ateles paniscus, fressen hie und da von der mineralhaltigen Barreiro-Erde. Vom Krallenäffchen, Callithrix argentata, beobachtete ich zweimal je eine Gruppe, die in den Barreiro kommen wollte; beide Male entdeckten sie mich in meinem Versteck und entfernten sich wieder.

Unter den Vögeln besuchen neben den Papageien vor allem Hokko-Hühner, Cracidae, insbesondere Mitu, Mitu mitu, und Jacú, Penelope spec., sowie verschiedene Taubenarten, vor allem Columba subvinacea, die Barreiros.

F. GROESSE UND GEWICHT

Die Körpergrösse ist generell von vielfacher ökologischer Bedeutung (WILSON 1975) und spielt für die Aufteilung der Ressourcen eine wichtige Rolle. Sie beeinflusst verschiedene der bis jetzt dargestellten Häufigkeitsverteilungen. Ueber Fussgrösse und Gewicht wirkt sie sich auf die Auswahl der Sitzäste aus. Ueber die Schnabelgrösse kann sie die Zusammensetzung der Nahrung mitbestimmen. Die Wahl der zur Brut benützten Höhle ist direkt abhängig von der Körpergrösse der Vögel.

Masse der Körpergrösse sind zu einem Vergleich nicht geeignet,

da sie zu stark von der Schwanzlänge beeinflusst werden. Flügelmasse sind besser, im allgemeinen haben aber langschwänzige Arten auch relativ längere und spitzere Flügel als kurzschwänzige Arten. Aus diesen und ähnlichen Gründen verwenden viele Autoren die Gewichte, um Vergleiche zu ziehen.

In der Literatur sind Gewichtsangaben für Papageien selten zu finden, und bei Sammlungsstücken fehlen sie fast immer. NOVAES (1976) sammelte 1975 in der Region des Rio Aripuanã 36 Papageien aus acht Arten, wobei er jeweils auch das Gewicht der Vögel bestimmte. Weitere Gewichte habe ich aus der Literatur, von anderen Sammlungsstücken im Museu Goeldi, Belém, oder von Exemplaren, die ich selbst gefangen hatte, oder die wir aufgezogen hatten.

Tabelle 10 zeigt für jede Art die Anzahl Tiere und den Durchschnitt, den Variationsbereich und die Standardabweichung des Gewichtes. Für vier Arten konnte ich keine Gewichtsangaben finden, und ich hatte selbst auch nie die Möglichkeit, Individuen zu wägen, so dass die in der Tabelle aufgeführten Gewichte Schätzwerte sind.

Nach Gewicht lassen sich die 16 Papageienarten der Region in vier Gruppen einteilen:

1) Kleinpapageien, kleine und mittelgrosse Sittiche.

Gewichte von 55 - 110 g, fünf Arten:

Tuit huetii, Pyrrhura picta, Brotoyeris chrysopterus, Pyrrhura rhodogaster,
Aratinga weddellii.

2) Grosse Sittiche und mittelgrosse Papageien.

Gewichte von 140 - 300 g, vier Arten:

Aratinga leucophthalmus, Pionopsitta barrabandi,
Pionus menstruus, Deroptyus accipitrinus.

3) Kleinaras und grosse Papageien.

Gewichte von 360 - 600 g, vier Arten:

Ara severa, Ara manilata,

Amazona ochrocephala, Amazona farinosa.

4) Grossaras.

Gewichte von 950 - 1350 g, drei Arten:

Ara ararauna, Ara macao, Ara chloroptera.

Für insektivore Vögel ist nachgewiesen, dass das Gewicht positiv korreliert ist mit der Grösse der Beutetiere (CODY 1974, HESPENHEIDE 1975), und da bei Papageien Gewicht und Schnabelgrösse positiv korreliert sind (Abbildung 9), besteht bei diesen Frucht- und Samenfressern wahrscheinlich ebenfalls eine positive Korrelation zwischen dem Gewicht der Vögel und der Grösse der gefressenen Früchte oder Sämereien.

Tabelle 11 gibt einen Ueberblick über die Unterschiede zwischen den Gewichten der Papageienarten. Zwischen den oben angeführten Gruppen dürften die Gewichtsunterschiede gross genug sein, um den einzelnen Gruppen verschiedene Nahrungsspektren zugänglich zu machen. Innerhalb der Gruppen separieren sich die Arten durch Spezialisierung in der Ernährungsweise, durch unterschiedliche Habitatswahl oder durch Unterschiede im täglichen oder im jahreszeitlichen Aktivitätsmuster.

G. SCHNABELBAU

Schnabelbau und Ernährungsweise stehen in enger Beziehung zueinander, und es ist zu erwarten, dass Spezialisierungen in der Ernährung sich auch im Schnabelbau widerspiegeln.

In Abbildung 9 ist auf der Ordinate die Schnabellänge, auf der Abszisse das Gewicht eingezeichnet. Unter Ausklammerung von Ara manilata ergibt sich für diese beiden Grössen die lineare Beziehung $OSL = 0,0515 \text{ g} + 13,26$. Der Schnabel von Ara manilata ist im Verhältnis zum Gewicht zu kurz.

Das Verhältnis der Schnabellänge zur Schnabelbreite ist in Tabelle 12 aufgeführt, das Verhältnis der Schnabellänge zur Schnabelhöhe in Tabelle 13.

Abbildungen 10 und 11 zeigen die Beziehung zwischen den Schnabelproportionen und dem Gewicht. Mit zunehmendem Gewicht werden im allgemeinen die Verhältnisse von Schnabellänge zu Schnabelbreite und von Schnabellänge zu Schnabelhöhe grösser. Folgende Arten weichen in beiden Darstellungen von den übrigen ab: Tuit huetii, Brotogetis chrysopterus, Pionopsitta barrabandi, Ara severa und Ara ararauna. Bei diesen Arten sind die Quotienten aus den Schnabelproportionen im Verhältnis zum Gewicht hoch, das heisst, die Arten zeichnen sich durch lange, schmale und wenig hohe Schnäbel aus. Abbildung 11 zeigt auch, dass bei Ara manilata das Verhältnis von Schnabellänge zu Schnabelhöhe relativ niedrig ist. Dies ist darauf zurückzuführen, dass der Schnabel, wie bereits gezeigt, im Verhältnis zum Gewicht des Vogels kurz ist, jedoch verglichen mit anderen Arten normal hoch.

Eine analoge Abbildungsweise, wie ich sie in Abbildung 10 und 11 brauche, benützte THIOLLAY (1980) für sympatrische Greifvögel Mexikos. Er trug das Verhältnis von Flügellänge zu Schwanzlänge gegen das Gewicht auf und erreichte eine Aufteilung der Arten in Gruppen, die nach Jagdweise und Jagdmilieu übereinstimmen.

H. ERNAHRUNGSSTRATEGIEN BEI DEN UNTERSUCHTEN PAPAGEIEN

Lange glaubte man, tropische Regenwälder böten stabile, gleichbleibende Bedingungen und hielten für Pflanzenfresser unerschöpfliche Nahrungsquellen bereit. Heute weiss man, dass auch tropische Wälder in ihrer Phänologie saisonal variieren (CROAT 1967, JACKSON 1978, MILTON 1980). Zu gewissen Jahreszeiten produzieren viele Baumarten zwar einen Ueberfluss an Blüten oder Früchten, doch gibt es im Laufe des Jahres Perioden, während derer weniger Nahrung anfällt.

Viele tropische Pflanzentypen zeigen sowohl räumlich als auch zeitlich unregelmässige Dispersionsmuster. Um von solchen Pflanzenarten leben zu können, mussten die einzelnen Tierarten wirksame Mechanismen entwickeln, die es erlauben, kurzfristig zur Verfügung stehende Nahrungsquellen ohne langes Suchen zu lokalisieren und optimal auszunützen; der Energiegewinn durch die Nahrungsaufnahme muss grösser sein als der Energieverbrauch für Futtersuche. Dabei können die Mechanismen für verschiedene Tierarten durchaus unterschiedlich sein. MILTON (1980) beschreibt Futtersuchstrategien für Brüllaffen, Alouatta palliata, die in manchem den Strategien ähneln, die bei Papageien zu finden sind, da sie durch gleiche oder ähnliche Umweltfaktoren geformt wurden.

Für neotropische Psittaciden beruhen die bis heute veröffentlichten Angaben, die sich auf Futtersuche und Nahrungsaufnahme beziehen, auf Zufallsbeobachtungen und sind fragmentarisch. Aus den in den vorangegangenen Abschnitten vorgestellten Befunden kann man aber doch einige Schlüsse auf die von Papageien angewandten Strategien ziehen. Nach dem Grad der Spezialisierung teile ich die Arten in drei Gruppen ein: reine Spezialisten, Teilspezialisten und Generalisten.

a. Reine Spezialisten.

Voraussetzung für Spezialistentum bei Fruchtfressern ist, dass eine oder wenige Pflanzenarten den Nahrungsbedarf des Konsumenten während des ganzen Jahres vollständig decken. Mit anderen Worten heisst das, dass es sich bei den Nahrungspflanzen nicht um saisonale Arten handeln darf; vielmehr müssen sie ganzjährig Früchte produzieren oder in ihrer Phänologie intraspezifisch nicht synchronisiert sein, so dass während des ganzen Jahres Pflanzen mit Früchten anzutreffen sind.

Lange Suchzeiten sowie eventuell im ganzen niedrigeren K-Werte (carrying capacity) sind bei Spezialisierung die Kosten für den Konsumenten. Vorteile sind effiziente und mehr oder weniger exklusive Nutzung der Nahrungsquellen.

Der Rotbauchara, Ara manilata, der sich fast ausschliesslich von den Früchten der Buriti-Palme, Mauritia spec., ernährt, ist die einzige untersuchte Art, die man als reinen Spezialisten bezeichnen kann. In Brasilien wird der Rotbauchara "Maracanã do buriti" genannt (RUSCHI 1979).

Die Buriti-Palme wächst in feuchtem, sumpfigem Boden und kann in Sumpfniederungen entlang von kleinen Urwaldflüsschen grössere natürliche Bestände bilden, sogenannte Buritisais. Palmen innerhalb eines Buritisal fruchten mehr oder weniger gleichzeitig, aber doch über einen längeren Zeitraum hinweg. Die Fruktifikationszeiten verschiedener Buritisais scheinen nicht synchronisiert zu sein, so dass innerhalb eines grösseren Gebietes zu jeder Jahreszeit fruchtetragende Bestände anzutreffen sind.

In Anpassung an das örtliche und zeitliche Verteilungsmuster der Buriti-Palme lebt der Rotbauchara in Grossgruppen, die sich in kleinere Gruppen unterteilen können. Eine Grossgruppe von etwa 150 Aras hatte ihren Aufenthalt in einem Buritisal nahe dem Flughafen (Abbildung 5). Zweimal täglich, nämlich etwa von 7 bis gegen 10 Uhr und von 15.30 bis 17 Uhr, fliegen verschieden grosse Teilgruppen aus und besuchen andere Buritisais oder einzeln stehende Buriti-Palmen, wo sie fressen. Teilgruppen suchen das Gebiet gründlicher ab als der ganze Schwarm und können auch einzeln stehende Palmen als Nahrungsquellen ausnützen. Für die Gesamtgruppe resultiert aus diesem flexiblen Sozialsystem einerseits eine Verkürzung der durchschnittlichen Nahrungssuchzeiten, anderseits kann die intraspezifische Konkurrenz um Nahrungsquellen niedrig gehalten werden. Wenn während der Brutzeit regelmässiger verteilte Ressourcen, nämlich Nisthöhlen, eine entscheidende Rolle spielen, löst sich die Grossgruppe auf, und die Einzelpaare verteilen sich über die ganze Region. Ob sie sich auch in dieser Zeit so streng an ihre Diät halten und ob sie ihre Jungen mit Früchten der Buriti-Palme aufziehen, konnte ich durch meine

Beobachtungen nicht ermitteln. Ein Nichtbrüter-Bestand von 30 bis 50 Individuen verbleibt während der Brutzeit im heimischen Buritisal und behält seine Lebensgewohnheiten bei.

b. Teilspezialisten.

Zu ihnen zähle ich Arten, deren Ernährung Schwerpunkte in bestimmten Pflanzentaxa zeigt, sowie andere, die bestimmte Pflanzenteile besonders häufig fressen oder bei denen Nahrungsquellen eine Rolle spielen, die für andere Papageienarten belanglos sind.

Von den im Untersuchungsgebiet vorkommenden Arten gehören folgende in diese Gruppe: der Goldflügelsittich, Brotogeris chrysopterus, der Goldwangenpapagei, Pionopsitta barrabandi, der Gelbbrustara, Ara ararauna, und der Rotbugara, Ara severa.

Der Goldflügelsittich, Brotogeris chrysopterus, hat einen schwachen, schmalen, verhältnismässig langen Schnabel mit ausgezogener Oberschnabelspitze. Durch seinen Schnabelbau setzt sich der Goldflügelsittich von den anderen Arten ähnlicher Grösse ab (Abbildung 10 und 11), und entsprechend sind auch die Unterschiede in der Ernährung.

Verglichen mit ähnlich schweren Papageien frisst Brotogeris chrysopterus weichere Früchte; vor allem ist die Art häufig an den beerenartigen Früchten von Ficus frondosa und anderen Feigenarten zu beobachten. Der Goldflügelsittich nutzt auch von allen Arten am häufigsten Blüten oder Blütenteile als Nahrungsquelle (vor allem von verschiedenen Lecythydaceae).

Ausserdem holt sich Brotogeris chrysopterus als einzige der im Untersuchungsgebiet vorkommenden Papageienarten während der Trockenzeit regelmässig Nahrung aus dem Fluss. Beim Herausfischen fädiger Algen erweisen sich Goldflügelsittiche erfolgreicher als ab und zu mitfliegende einzelne Rotschwanzsittiche, die mit ihrem kurzen Schnabel die Algen nur von der Oberfläche ablesen können.

Eine Wasserschneckenart aus der Familie der Thiaridae, die bei niedrigem Wasserstand im Rio Aripuanã häufig ist, bildet eine Nahrungsquelle, die sich Brotogeris chrysopterus exklusiv erschlossen hat. Andere Papageienarten haben entweder Schwierigkeiten, die Schnecken aus dem mehrere Centimeter tiefen Wasser heraufzuholen, oder ihre Oberschnabelspitze ist nicht fein genug, um die Tiere aus der Schale ziehen zu können.

Während zur Ausnützung der unregelmässig verteilten Frucht- und Blütennahrung kleine Gruppen von vier bis acht Individuen vorteilhaft sind, konzentrieren sich die Nahrungsquellen im Fluss lokal und verlangen einen Zusammenschluss der Kleingruppen. Beim Fressen von Algen sind denn auch Ansammlungen von fünfzig bis hundert Vögeln der Normalfall. Brotogeris chrysopterus benötigt also ebenfalls ein flexibles Sozialsystem zur optimalen Nutzung der nach verschiedenen Mustern verteilten Ressourcen. Dennoch besteht ein Unterschied zu Ara manilata. Dort kann sich eine Grossgruppe mehr oder weniger beliebig in kleinere Gruppen unterteilen, während sich bei Brotogeris chrysopterus Kleingruppen vorübergehend zu einer Grossgruppe zusammenschliessen, die sich später wieder in die Kleingruppen auflöst.

Pionopsitta barrabandi konnte ich nicht oft beobachten, da diese Art selten ist. Es gibt aber doch Hinweise auf eine spezialisierte Ernährung. Bereits früher führte ich die Beobachtung an, wie am 27. April 1979 vier Individuen Gallen von Blättern abfrassen. Ob das tierische Eiweiss der Gallwespenlarven oder in den Gallen enthaltene pflanzliche Stoffe für die systematische Abweidung verantwortlich sind, bleibe anheimgestellt. Sicher ist jedenfalls, dass es sich dabei um eine ausgefallene Ernährungsweise handelt, die ich nie bei einer anderen Papageienart beobachten konnte.

Pionopsitta barrabandi ist von allen Papageienarten am regelmässigsten in den Barreiros anzutreffen. Es scheint, dass diese Art täglich längere Flüge auf sich nimmt, um sich mit der

mineralhaltigen Barreiro-Erde versorgen zu können. Während es bei anderen Arten vermutlich nicht täglich die gleichen Gruppen sind, die zu den Barreiros kommen, scheinen von Pionopsitta barrabandi stets die gleichen Individuen auf festgelegten Flugwegen anzufliegen. Das hohe Bedürfnis nach Barreiro-Erde deutet ebenfalls auf eine einseitige Ernährung hin.

Der Goldwangenpapagei ist immer einzeln, paarweise oder in kleinen Gruppen, eventuell Familiengruppen, zu sehen (normalerweise bis zu vier Individuen). Nur in der Umgebung der Barreiros oder auf dem Hin- und Wegflug sind grössere Gruppen von bis zu zehn Individuen zu beobachten. Am Barreiro, an dem ich am häufigsten Kontrollen machte, schätzte ich die Zahl der jeden Tag anfliegenden Goldwangenpapageien auf dreissig.

Der Gelbbrustara, Ara ararauna, hat das Hauptgewicht seiner Ernährung bei den Früchten von Palmenarten. Wichtig sind vor allem die Inajá-Palme, Maximiliana regia, und die Tucumã-Palme, Astrocaryum spec. . Von der Tucumã-Palme wird sowohl die ölige Flüssigkeit im Kern unreifer Früchte als auch das Fruchtfleisch vollreifer Früchte gefressen. Eine gewisse Rolle spielt eventuell auch die Buriti-Palme, Mauritia spec., da ich ein Paar von Ara ararauna des öftern im gleichen Buritisal beobachtete, den Ara manilata als "Hauptquartier" hatte. Ich konnte meine Vermutung zwar nie durch eine direkte Fressbeobachtung erhärten.

Der Gelbbrustara ist einzeln, paarweise oder in Familiengruppen (bis zu vier Individuen) anzutreffen. Nur zweimal, als Gelbbrustaras Richtung Rio Branco hoch überflogen, konnte ich Gruppen von mehr als zehn Individuen zählen. Vermutlich flogen diese Vögel zu den während der Trockenzeit freiliegenden Steilufern des Rio Branco, die den grossen Aras als Barreiros dienen.

Wie der Gelbbrustara weist auch der Rotbugara, Ara severa, in seiner Ernährung einen Schwerpunkt bei den Früchten verschiedener Palmen auf. Neben den relativ grossen Früchten

der Tucumã-Palme und den mittelgrossen der Inajá-Palme nimmt der Rotbugara aber auch kleinere Palmfrüchte, wie die der Açaí-Palme, Euterpe spec., oder einer weiteren Palmenart, Gulielma spec..

Die Diät von Ara severa überschneidet sich einerseits also mit derjenigen von Ara ararauna (Maximiliana regia und Astrocaryum spec.), anderseits aber auch mit jener der Pyrrhura-Arten (Euterpe spec., Bagassa gujanensis).

Der Rotbugara lebt einzeln, paarweise oder in kleinen Gruppen. Die Beobachtung einer Gruppe von mehr als 30 Individuen am 5. April 1978 war eine Ausnahme. Eventuell handelte es sich dabei um einen Verband immaturer Vögel aus einem grösseren Einzugsgebiet, die als Grossgruppe die ganze Region durchstreifen.

In seltenen Fällen, vor allem in den morgendlichen Ansammlungen zu Rufkonzerten, konnte ich einzelne Rotbugaras auch zusammen mit Rotbaucharas beobachten.

Ausser den bisher genannten Arten dürfte auch Tuit huetii zur Kategorie der Teilspezialisten gehören. Sämtliche Arten der Gattung Tuit sind nur dürftig bekannt, und auch über ihre Ernährung weiss man wenig. Vereinzelte Angaben in der Literatur deuten darauf hin, dass sie sich vorwiegend von Blüten, Nektar und weichen Früchten ernähren. Nach Schnabelbau steht Tuit huetii näher bei Brotogeris chrysopterus als bei den Pyrrhura-Arten (Abbildung 10 und 11).

Ich konnte den Schwarzstirnpapagei stets in grösseren Verbänden von 20 bis 40 Individuen beobachten. Da die Art nur sporadisch im Untersuchungsgebiet auftauchte, vermute ich, dass sich die Vögel ausserhalb der Brutzeit zu grossen Gruppen zusammenschliessen und in einem grösseren Gebiet umherstreifen. Während der Brutzeit dürften sie in kleineren Gruppen oder paarweise leben und standorttreuer sein.

Betrachten wir die eben besprochenen Arten, die Teilspezialisten, in Abbildung 10, in der auf der Abszisse das Gewicht, auf der Ordinate der Quotient aus Schnabellänge und Schnabelbreite eingetragen sind, so fällt auf, dass Pionopsitta barra-bandi, Ara severa und Ara ararauna näherungsweise auf einer Geraden liegen, die mehr oder weniger parallel zu einer Geraden verläuft, die man für die übrigen Arten ausser Brotogeris chrysopterus und Tuit huetii durch die Abbildung legt. Tuit huetii liegt wenig über dieser Teilspezialisten-Geraden; noch extremer im Schnabelbau als der ähnlich schwere Tuit huetii ist Brotogeris chrysopterus. Alle zur Kategorie der Teilspezialisten zählenden Arten verfügen also über einen relativ langen, schmalen Schnabel.

Der Vorteil solcher Art von Spezialisierung besteht wiederum darin, dass bestimmte Nahrungsquellen effizient, zum Teil exklusiv genutzt werden. Da diese Ressourcen unregelmässig verteilt sind, aber doch kaum in grösseren Beständen vorkommen wie die Buriti-Palme, die für Ara manilata die Nahrungsgrundlage bildet, erweisen sich kleine bis sehr kleine Gruppen als optimal. Im Bedarfsfalle können sich Kleingruppen auch zusammenschliessen, so dass, wie zum Beispiel bei Brotogeris chrysopterus, in bestimmten Situationen Grossgruppen zu beobachten sind.

c. Generalisten.

Zu den Generalisten zähle ich Arten mit breitem Nahrungsspektrum. Ohne lang fliegen und suchen zu müssen, finden Generalisten eine reiche Auswahl an Futterpflanzen. Engpässe dürften für diese Arten im Jahreslauf kaum auftreten, da sie immer wieder Futterpflanzen finden, auf die sie ausweichen können. Diesen Vorteilen stehen aber auch Nachteile gegenüber: viele tropische Pflanzenarten enthalten Substanzen, die sie vor Frass schützen. Da Generalisten wohl ab und zu leicht toxische oder zumindest schwer verdaubare Nahrung fressen, muss ihr Verdauungssystem robust sein. Weil der Nährwert vieler Futterpflanzen nicht

optimal ist, muss der Verdauungstrakt mit mehr Ballaststoffen fertig werden als bei anderen Arten.

Viele Pflanzenarten produzieren nur wenig Nahrung, oder wenn sie eine grössere Menge produzieren, geschieht dies über einen längeren Zeitraum hinweg, so dass zu einem bestimmten Zeitpunkt nur ein kleines Quantum zur Verfügung steht. Bei Generalisten sind deshalb am ehesten kleine Gruppengrössen zu erwarten.

Unter die echten Generalisten reihe ich folgende Arten ein: Amazona ochrocephala, Amazona farinosa, Aratinga weddellii, Aratinga leucophthalmus und Deroptyus accipitrinus.

Die beiden Amazona-Arten sind meist paarweise anzutreffen. Bei Rufkonzerten am Morgen oder am Abend kommt oft eine grössere Anzahl zusammen; sie fliegen aber normalerweise in Paaren an und wieder weg. Beim Fressen sind meist nur wenige Individuen beisammen; Beobachtungen von mehr als zehn Vögeln sind die Ausnahme und fallen in die Morgenstunden, wenn die Amazonas, noch in grösseren Gruppen fliegend, vom Bade am Fluss zurückkommen.

Die Nahrungsspektren der beiden Amazona-Arten zeigen Ueberschneidungen mit denjenigen anderer Arten, weisen jedoch kaum Schwerpunkte auf und sind einander recht ähnlich.

Die beiden Aratinga-Arten fliegen meist in Gruppen von wenigen Individuen, Aratinga weddellii in kleineren Gruppen als Aratinga leucophthalmus.

Die Nahrung der beiden Arten hat wenig gemeinsam mit jener der übrigen Arten, und vor allem bei Aratinga leucophthalmus fällt der grosse Anteil an harzig duftenden Früchten auf.

Mit Gruppengrössen von einem bis fünf Individuen und einem weitgefächerten Nahrungsspektrum passt Deroptyus accipitrinus von allen Arten am besten ins Schema der Generalisten. Mit kurzen, runden Flügeln und verhältnismässig breitem, mittellangem Schwanz ist die Art weniger gut für das Fliegen langer Strecken ausgerüstet als andere Arten.

Neben den echten Generalisten gibt es eine Reihe weiterer Arten, die im Grunde genommen Generalisten sind, aber Ansätze zur Spezialisierung zeigen.

Den beiden Rotaras stehen aufgrund ihrer Grösse Ressourcen zur Verfügung, die den übrigen ausser dem Gelbbrustara, der vor allem Palmfrüchte frisst, nicht zugänglich sind. Insbesondere sind dies grosse Früchte wie Piquiá, Caryocar spec., und Sorva, Couma spec., oder harte Früchte wie Uxí, Endoplaura uchi, Churú, Couratari spec., und Pará-Nuss, Bertholletia excelsa. Die Ernährung bringt die beiden Rotaras eher in Konflikt mit grösseren Affenarten als mit den übrigen Papageien.

Pionus menstruus und die beiden Pyrrhura sind Arten, die zwar ein breites Nahrungsspektrum haben, aber einen grossen Teil ihres Nahrungsbedarfes mit Futterpflanzen decken, die kurzfristig ein grosses Nahrungsangebot erzeugen. Beispiele solcher Pflanzenarten sind Cupiuba, Goupia glabra, Pará-Nuss, Bertholletia excelsa (Blüten), Trema micrantha, verschiedene Inga-Arten, Ficus-Arten und Pouteria-Arten. Damit solche reichhaltigen, zeitlich aber stark beschränkten Ressourcen gut genutzt werden können, ist es vorteilhaft, wenn innerhalb eines Futterbaumes weder intraspezifische noch interspezifische Konkurrenz zum Spielen kommt. In derartigen Fällen ist im Gegenteil klar intra- und interspezifische Attraktion festzustellen, das heisst, oft sind Grossgruppen, zum Teil zusammengesetzt aus Individuen verschiedener Arten, in den Futterbäumen anzutreffen. Die zwischenartliche Attraktion wirkt auch auf die anderen Generalisten-Arten, die dann jedoch stets in kleineren Gruppen auftreten als die auf solche Nahrungsquellen "spezialisierten" Arten.

Suchzeiten und Anflugstrecken sind für diese "spezialisierten Generalisten" wieder länger als für echte Generalisten, dafür ist jeweils die Ausbeute pro Futterbaum grösser. Die Regel ist in diesem Falle eine mittlere Gruppengrösse; je nach Phänologie der Futterpflanze schliessen sich mehrere Gruppen zusammen,

oder einzelne Gruppen unterteilen sich.

Zur Kategorie der "spezialisierten Generalisten" gehören Pionus menstruus und die beiden Pyrrhura-Arten. Amazona ochrocephala und Aratinga leucophthalmus aus der Kategorie der echten Generalisten zeigen Tendenzen in dieser Richtung.

Pionus menstruus ist die häufigste Papageienart des Gebietes. Er kann einzeln angetroffen werden, schliesst sich aber auch zu Gruppen von zwei bis fünfzig und mehr Individuen zusammen. Die Ernährung ist vielseitig mit grossem Anteil an Inga-Arten und Cupiuba, Goupia glabra.

Pyrrhura picta ist ebenfalls häufig im Untersuchungsgebiet; Pyrrhura rhodogaster ist regelmässig anzutreffen, aber weniger häufig als P. picta. Bei diesen beiden Arten ist die Gruppengrösse konstanter als bei Pionus menstruus. Es können sich zwar zur Nahrungsaufnahme mehrere Gruppen zu einer Grossgruppe zusammenschliessen; später löst sich die Grossgruppe wieder in die ursprünglichen Gruppen auf. Es handelt sich also weniger um eine flexible Gruppengrösse als um die Toleranz einzelner Gruppen gegenüber anderen Gruppen in Futterbäumen mit grossem Nahrungsangebot. Die einzelnen Gruppen, bei denen es sich eventuell um Familiengruppen handelt, übernachten -- zumindest bei P. picta -- gemeinsam in Baumhöhlen.

Die Nahrung der Pyrrhura-Arten ist vielseitig. Bedeutung haben unter anderen Trema micrantha, Cupiuba, Goupia glabra, und Acaí, Euterpe spec..

Die "spezialisierten Generalisten" könnten sich in Zukunft allenfalls auch in landwirtschaftlichen Kulturen bemerkbar machen, da sie darauf ausgerichtet sind, von kurzfristig vorhandenen, grossen Nahrungsmengen zu profitieren. Die beiden Pyrrhura-Arten wurden in Aripuanã bereits in Maispflanzungen beim Fressen beobachtet.

5. DISKUSSION

Bei den Papageien, die ich bearbeitete, liegen die Gewichte, als bestes Mass für die Körpergrösse, zwischen etwa 55 g und 1300 g. WILSON (1975) diskutiert den Zusammenhang zwischen Körpergrösse und Ressourcen sowie die Brauchbarkeit der Körpergrösse als Mittel zur ökologischen Separierung konkurrierender Arten. Nach ROUGHGARDEN und FUENTES (1977) ist bei den west-indischen Anolis-Eidechsen die Entwicklung unterschiedlicher Körpergrössen ein wirksamer Mechanismus, um das Beutespektrum aufzuteilen. Auf einen ähnlichen Befund war DIAMOND (1975) bei Vögeln Neuguineas und der Satelliteninseln gekommen. Er gibt an, dass sich die Gewichte konkurrierender Arten um Faktoren zwischen 1,33 und 2,73 unterscheiden.

Bei den Papageien des Untersuchungsgebietes unterscheiden sich die Arten der Teilspezialistengruppe im Gewicht um Faktoren zwischen 2,20 und 2,61 (Tabelle 11), die Generalistenarten um Faktoren von 1,07 (Deroptylus/Pionus) bis 1,91.

Bei mehreren Artenpaaren ist der Gewichtsunterschied zu gering, um Konkurrenz wirksam zu vermeiden, und zusätzliche Nischendimensionen sind nötig, um die Arten ökologisch zu separieren. Entweder haben sie unterschiedliche Habitatspräferenzen, wie die Artpaare Pyrrhura rhodogaster/P. picta und Ara chloroptera/A. macao, oder sie haben die Brutzeiten und Abundanzmaxima zu verschiedenen Jahreszeiten, wie das Artenpaar Amazona ochrocephala/A. farinosa. Deroptylus accipitrinus, der nur wenig mehr wiegt als Pionus menstruus, hat eine andere Ernährungsstrategie als dieser; Aratinga weddellii schliesslich, die im Gewicht nahe Pyrrhura rhodogaster steht, trat erst im Laufe der Arbeit im Gebiet auf und ist häufiger in offenen Habitaten anzutreffen als die übrigen Arten.

Es bleibt zu bedenken, dass die Untersuchung nur an einem einzigen Ort, einem winzigen Ausschnitt des Amazonasregenswaldes, durchgeführt wurde. Einige Arten wie beispielsweise

Aratinga leucophthalmus, Pyrrhura picta und die beiden Amazona-Arten haben eine weite Verbreitung und sind variabel in ihrer Grösse. Es wäre interessant, in verschiedenen Gebieten Papageiengesellschaften unterschiedlicher Artenzusammensetzung zu studieren. Falls unterschiedliche Körpergrössen als Mittel zur Vermeidung von Konkurrenz dienen, wäre zu erwarten, dass verschiedene Populationen der gleichen Art, die mit jeweils unterschiedlichen anderen Arten zusammen vorkommen, sich in ihren durchschnittlichen Körpermassen unterscheiden. Tatsächlich werden bei mehreren Arten geografische Rassen beschrieben, die sich nach Flügellänge, Schwanzlänge, Schnabelgrösse etc. unterscheiden.

Eine der 16 von mir untersuchten Papageienarten ist Nahrungsspezialist, fünf Arten gehören zu den Teilspezialisten, die übrigen sind Generalisten. Einige Arten, vor allem solche, die einander im Gewicht gleichen, zeigen grosse Ueberschneidungen in der Nahrung. Erwartungsgemäss sollten sich ähnliche Arten spezialisieren, das heisst, ihre Nutzungskurven sollten enger werden, und die Ueberschneidungen reduzieren, um das Nahrungsangebot optimal aufzuteilen (MAC ARTHUR 1972, PIANKA 1974). Papageien scheinen aber ihre Nahrungsnische eher zu erweitern als zu verschmälern, indem sie sich beim Fressen anderen Arten anschliessen. Fressende Psittaciden wirken attraktiv sowohl auf Artgenossen als auch auf Angehörige anderer Arten, und es ist keine Seltenheit, dass man verschiedene Papageienarten im gleichen Futterbaum beim Fressen beobachten kann. Inter-spezifische Aggressionen können dabei kaum jemals festgestellt werden; kleinere Arten weichen den grösseren aus.

Die Mechanismen zur Vermeidung von Konkurrenz spielen nur, wenn die vorhandenen Ressourcen beschränkt sind. Nach Vorstellungen, die man aus Modellen über die maximal mögliche Ähnlichkeit und über die Koevolution von Nischenabständen bei konkurrierenden Arten gewonnen hat, sind sogar bei beschränkten Ressourcen unter bestimmten Bedingungen grosse

Ähnlichkeiten von Nutzungskurven sympatrischer Arten möglich, da die tragbaren Nischenüberschneidungen abhängig sind von verschiedenen Bedingungen: Nischenposition auf der Ressourcenachse, Nischenbreite, Ressourcenvariabilität, Umweltstabilität, Verhältnis der K-Werte (carrying capacity) und K-Funktion (ROUGHGARDEN 1979).

Bei tropischen Frucht- und Samenfressern dürfte der geringe durchschnittliche Spezialisierungsgrad mit dem besonderen Dispersionsmuster der Nahrungsquellen zusammenhängen. Nahrungspflanzen treten zeitlich und räumlich unregelmässig auf, bieten aber gelegentlich viel Nahrung. Wahrscheinlich ist es nicht die Menge der Nahrung an sich, die limitiert ist und die Nahrungssuchstrategien bestimmt, sondern die Anzahl der Futterpflanzen. Die Tatsache, dass Papageien beim Fressen mit der Nahrung verschwenderisch umgehen, verstärkt diesen Eindruck.

Es besteht ein Zusammenhang zwischen dem Spezialisierungsgrad und der Nischenposition im Verhältnis zur K-Funktion. Arten, deren Nische nahe dem Maximum der K-Funktion liegen (hohe K-Werte, häufige Arten), sind generalisierter und ertragen höhere Nischenüberschneidungen als Arten, die in die Randbereiche der K-Funktion abgedrängt wurden.

Abschliessend lässt sich sagen, dass sich die 16 Papageienarten, die Gegenstand der vorliegenden Arbeit sind, ökologisch unterscheiden, wie es nach der Theorie des "resource partitioning" zu erwarten ist. Die drei hauptsächlichsten Nischendimensionen, nämlich Körpergrösse (via Nahrungsspektrum), Habitat und Zeit, genügen, um die Arten ökologisch aufzutrennen. Wo Unterschiede auf einer einzelnen Nischendimension subtil sind, wird die Separierung durch Kombination mehrerer Dimensionen möglich.

6. ZUSAMMENFASSUNG

Von August 1977 bis Juni 1979 studierte ich am Oberlauf des Rio Aripuanã im südlichen Amazonasgebiet, im Núcleo Pioneiro Humboldt (10°19' südlicher Breite, 59°12' östlicher Länge) 16 Papageienarten. Vor allem interessierte ich mich dabei für die Aufteilung der Ressourcen unter die Arten und die Mechanismen, die Konkurrenz um Ressourcen vermeiden helfen.

Unterschiedliche Körpergrößen und Gewichte machen verschiedene Nahrungsspektren zugänglich. Nach Gewicht können die 16 Arten in vier Klassen eingeteilt werden:

55 bis 110 g : Tuit huetii, Pyrrhura picta, Brotogeris chrysopterus, Pyrrhura rhodogaster, Aratinga weddellii.

140 bis 300 g : Aratinga leucophthalmus, Pionopsitta barrabandi, Pionus menstruus, Deropterus accipitrinus.

360 bis 600 g : Ara severa, Ara manilata, Amazona ochrocephala, Amazona farinosa.

950 bis 1350 g : Ara ararauna, Ara macao, Ara chloroptera.

Unterschiedliche Ernährungsstrategien separieren in jeder Gewichtsklasse mindestens eine Art als Spezialisten oder Teilspezialisten. Ara manilata ist ein reiner Spezialist, Tuit huetii, Brotogeris chrysopterus, Pionopsitta barrabandi, Ara severa und Ara ararauna sind Teilspezialisten. Die Teilspezialisten haben relativ lange, schmale Schnäbel. Nach Schnabelbau ist Brotogeris chrysopterus spezialisierter als Tuit huetii aus der gleichen Gewichtsklasse.

Unterschiedliche Habitatspräferenzen trennen die Artenpaare Ara chloroptera/A.macao und Pyrrhura rhodogaster/P.picta auf. Ara chloroptera ist häufiger in ganz hohen Baumbeständen anzutreffen als A.macao; Pyrrhura rhodogaster hält sich häufiger in dichten Beständen und Sekundärvegetation auf als P.picta.

Jahreszeitliche Häufigkeitsunterschiede und unterschiedliche Brutzeiten trennen die beiden Amazona-Arten. Amazona ochrocephala ist in der Trockenzeit häufiger und zieht auch in dieser Jahreszeit ihre Jungen auf; A. farinosa brütet in der Regenzeit und ist dann regelmässiger zu beobachten.

Wo Unterschiede in einer Nischendimension nicht genügen, um Arten klar zu trennen, wird eine ökologische Separierung durch die Kombination mehrerer Dimensionen erreicht.

Eine spezielle Situation finden wir bei Futterpflanzen, die kurzfristig eine grosse Nahrungsmenge produzieren. Innerhalb solcher Futterbäume wird intra- und interspezifische Aggression unterdrückt, ja man kann sogar intra- und interspezifische Attraktion beobachten. Auf diese Weise können grosse, aus verschiedenen Arten zusammengesetzte Gruppen vom reichen Futterangebot profitieren, das sonst zu einem grossen Teil verloren wäre. Vor allem Pionus menstruus und die zwei Pyrrhura-Arten sind auf derartige Futterpflanzen "spezialisiert".

7. LITERATURVERZEICHNIS

- CODY, M.L.: Competition and the structure of bird communities. Princeton University Press (1974).
- CROAT, T.B.: Seasonal flowering in central Panama. Ann. Missouri Botan. Gard., 56, 295-307 (1967).
- DIAMOND, J.M.: Assembly of species communities. In "Ecology and Evolution of Communities", M.L. Cody and J.M. Diamond. Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Mass. (1975).
- FORSHAW, J.M.: Parrots of the World. Lansdowne Press, Melbourne (1973).
- HAFFER, J.: Avian speciation in tropical South America. Publications of the Nuttall Ornithological Club, No. 14. Cambridge, Mass. (1975).
- HESPENHEIDE, H.A.: Prey characteristics and Predator Niche Width. In "Ecology and Evolution of Communities", M.L. Cody and J.M. Diamond. Belknap Press of Harvard University, Cambridge, Mass. (1975).
- HUECK, K.: Die Wälder Südamerikas. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart (1966).
- JACKSON, J.F.: Seasonality of flowering and leaf-fall in a Brazilian subtropical lower montane moist forest. Biotropica 10, 38-42 (1978).
- MAC ARTHUR, R.H.: Population ecology of some warblers of north-eastern coniferous forests. Ecology 39, 599-619 (1958).
- MAC ARTHUR, R.H.: Geographical Ecology. Harper and Row, New York (1972).
- MEYER DE SCHAUENSEE, R.: The species of birds of South America. Livingston, Wynnewood, Pa. (1966).
- MEYER DE SCHAUENSEE, R.: A Guide to the birds of South America. Oliver and Boyd, Edinburgh (1971).
- MEYER DE SCHAUENSEE, R. and W.H. PHELPS, Jr.: A Guide to the birds of Venezuela. Princeton University Press (1978).

- MILTON, K.: The foraging strategy of Howler Monkeys. Columbia University Press, New York (1980).
- NAUMBURG, E.M.B.: The birds of Mato Grosso, Brazil. Bull. Em. Mus. Nat. Hist., New York 60, 1-432 (1930).
- NOVAES, F.C.: As Aves do rio Aripuanã, Estados de Mato Grosso e Amazonas. Acta Amazonica 6(4) Suplemento, 61-85 (1976).
- PIANKA, E.R.: Niche overlap and diffuse competition. Proc. Nat. Acad. Sci. U.S.A. 71, 2141-2145 (1974).
- PIANKA, E.R.: Competition and niche theory. In "Theoretical Ecology, Principles and Applications", R.M. May, ed. W.B. Saunders Company, Philadelphia (1976).
- ROUGHGARDEN, J.: Theory of population genetics and evolutionary ecology, an introduction. Macmillan Publishing Co., Inc., New York (1979).
- ROUGHGARDEN, J. and E. FUENTES: The environmental determinants of size in solitary populations of West Indian Anolis lizards. Oikos, 29, 44-51 (1977).
- RUSCHI, A.: Aves do Brasil. Editora Rios, São Paulo (1979).
- RYLANDS, A.B.: Observações preliminares sobre o sagui, Callithrix humeralifer intermedius (Herskovitz, 1977) em Dardanelos, rio Aripuanã, Mato Grosso. Acta Amazonica 9(3), 589-602 (1979).
- SCHUBART, O., A.C. AGUIRRE e H. SICK: Contribuição para o conhecimento da alimentação das aves Brasileiras. Arquivos de Zoologia, 12, 95-249 (1965).
- THIOLLAY, J.M.: Stratégies d'exploitation par les rapaces d'un écosystème herbacé néotropical. Alauda 48(4), 221-253 (1980).
- WILSON, D.S.: The adequacy of body size as a niche difference. Amer. Natur. 109, 769-784 (1975).

8. TABELLEN

Tabelle 1. Temperaturen in Aripuanã im Staat Mato Grosso,
Brasilien, in °C.

a. Mittlere Monatstemperaturen

	<u>1977</u>	<u>1978</u>	<u>1979</u>
Januar		26,21	26,53
Februar		25,59	26,5
März		27,01	27,57
April		26,83	---
Mai		26,44	---
Juni		25,71	---
Juli		26,12	26,17
August	26,53	25,69	27,5
September	26,09	26,08	
Oktober	27,01	27,19	
November	26,87	27,23	
Dezember	26,01	26,05	

b. Jahresmittel

<u>1976</u>	<u>1977</u>	<u>1978</u>
25,97	26,21	26,40

c. Extremwerte

Maximum	36,8	August 1979
Minimum	9,5	August 1978

Tabelle 2. Die relativen Häufigkeiten der Arten in meinen Beobachtungen. n = Anzahl der Beobachtungen fliegender Vögel; m = mittlere Gruppengrösse. Ara manilata ist wegen ihrer regelmässigen Flugaktivität morgens und abends in dieser Darstellung übervertreten.

A R T	n	m	n x m
Ara chloroptera	49	2,3	113
Ara macao	142	2,4	345
Ara ararauna	73	2,2	159
Ara severa	57	2,4	138
Ara manilata	299	12,5	3723
Aratinga leucophthalmus	203	4,2	855
Aratinga weddellii	32	3,2	104
Pyrrhura rhodogaster	138	6,1	839
Pyrrhura picta	332	6,3	2075
Brotogeris chrysopterus	358	5,5	1983
Tuit huetii	4	27,2	109
Pionopsitta barrabandi	53	2,3	120
Pionus menstruus	1084	4,9	5279
Amazona ochrocephala	376	3,4	1263
Amazona farinosa	44	2,4	134
Deropterus accipitrinus	67	2,6	172

Tabelle 3a. Die Standorte der Sitzbäume. Eingetragen ist die Anzahl der Beobachtungen.

A R T \ STANDORT	überragend	freistehend	randständig	in lockerem Bestand	in dichtem Bestand
<i>Ara chloroptera</i>	9	1	1	2	-
<i>Ara macao</i>	28	3	5	-	3
<i>Ara ararauna</i>	7	5	2	-	-
<i>Ara severa</i>	11	16	4	-	4
<i>Ara manilata</i>	-	8	1	33	-
<i>Aratinga leucophthalmus</i>	25	18	2	3	-
<i>Aratinga weddellii</i>	4	15	-	-	-
<i>Pyrrhura rhodogaster</i>	11	4	13	2	20
<i>Pyrrhura picta</i>	38	31	35	15	23
<i>Brotogeris chrysopterus</i>	36	24	10	4	1
<i>Pionopsitta barrabandi</i>	2	2	-	2	5
<i>Pionus menstruus</i>	42	57	24	8	9
<i>Amazona ochrocephala</i>	27	23	16	3	-
<i>Amazona farinosa</i>	16	9	3	1	1
<i>Deroptyus accipitrinus</i>	11	16	11	3	4

Tabelle 3b. Die Standorte der Sitzbäume bei den zwei *Pyrrhura*-Arten. Die Zahlen stammen aus Tabelle 3a; Beobachtungen in Bäumen in dichtem Bestand sind sämtlichen übrigen Beobachtungen gegenübergestellt.

A R T \ STANDORT	in dichtem Bestand	nicht in dichtem Bestand
<i>Pyrrhura rhodogaster</i>	20	30
<i>Pyrrhura picta</i>	23	119

Tabelle 4. Die Höhe der Sitzbäume. Eingetragen ist die
Anzahl der Beobachtungen.

A R T	HÖHE							
	bis 5 m	5 bis 10 m	10 bis 15 m	15 bis 20 m	20 bis 25 m	25 bis 30 m	30 bis 35 m	über 35 m
<i>Ara chloroptera</i>	-	1	-	1	1	2	5	3
<i>Ara macao</i>	-	-	-	3	3	5	8	20
<i>Ara ararauna</i>	-	-	-	1	5	3	2	3
<i>Ara severa</i>	-	3	2	5	3	9	3	10
<i>Ara manilata</i>	-	-	-	6	11	19	6	-
<i>Aratinga leucophthalmus</i>	-	-	2	8	7	8	8	15
<i>Aratinga weddellii</i>	-	1	4	4	8	2	-	-
<i>Pyrrhura rhodogaster</i>	1	7	1	17	15	7	2	-
<i>Pyrrhura picta</i>	3	18	13	39	30	20	15	4
<i>Brotogetis chrysopterus</i>	-	2	4	4	28	12	16	9
<i>Pionopsitta barrabandi</i>	-	1	-	2	3	5	-	-
<i>Pionus menstruus</i>	-	2	7	16	46	42	20	7
<i>Amazona ochrocephala</i>	-	-	2	12	6	22	14	13
<i>Amazona farinosa</i>	-	-	1	2	4	10	10	3
<i>Deroptyus accipitrinus</i>	-	3	8	8	14	11	1	-

Tabelle 5. Die Sitzplatzhöhe in Metern. m = arithmetisches Mittel; SE = Standardfehler; t bei p = 0,05.

	m	t x SE
<i>Ara chloroptera</i>	24,2	6,92
<i>Ara macao</i>	29,5	2,45
<i>Ara ararauna</i>	24,5	5,80
<i>Ara severa</i>	21,3	2,59
<i>Ara manilata</i>	21,4	3,63
<i>Aratinga leucophthalmus</i>	24,5	1,95
<i>Aratinga weddellii</i>	17,4	2,63
<i>Pyrrhura rhodogaster</i>	16,6	1,98
<i>Pyrrhura picta</i>	16,4	1,12
<i>Brotogeris chrysopterus</i>	22,9	1,83
<i>Pionopsitta barrabandi</i>	18,6	3,50
<i>Pionus menstruus</i>	22,8	1,15
<i>Amazona ochrocephala</i>	26,8	1,73
<i>Amazona farinosa</i>	25,9	2,31
<i>Deropterus accipitrinus</i>	19,4	1,75

Tabelle 6. Durchmesser der Sitzäste in Centimetern.

m = arithmetisches Mittel; SE = Standardfehler;

t bei p = 0,05.

	m	t x SE
<i>Ara chloroptera</i>	5,0	1,78
<i>Ara macao</i>	6,5	1,41
<i>Ara ararauna</i>	6,2	1,57
<i>Ara severa</i>	4,0	0,63
<i>Ara manilata</i>	7,3	2,48
<i>Aratinga leucophthalmus</i>	2,8	0,50
<i>Aratinga weddellii</i>	2,9	1,50
<i>Pyrrhura rhodogaster</i>	2,0	0,32
<i>Pyrrhura picta</i>	2,2	0,28
<i>Brotogetis chrysopterus</i>	2,1	0,43
<i>Pionopsitta barrabandi</i>	2,2	0,31
<i>Pionus menstruus</i>	2,8	0,40
<i>Amazona ochrocephala</i>	5,8	1,43
<i>Amazona farinosa</i>	6,3	2,37
<i>Deroptyus accipitrinus</i>	3,4	0,52

Tabelle 7. Beobachtungen fliegender Papageien, getrennt nach Tageszeit.

A R T	TAGESZEIT												15.00	16.00	17.00	18.00	total
unbestimmte Grossaras																	
Ara chloroptera	1													4	1	1	79
Ara macao	3													5	1		26
Ara ararauna	1													8	5		99
Ara severa	5													7	8	1	65
Ara manilata	5													9	7	2	65
Aratinga leucophthalmus	11													5	15		271
Aratinga weddellii														3	8		187
Pyrrhura rhodogaster	7													6	1		45
Pyrrhura picta	8													10	1		180
Brotheris chrysopterus	8													21	4		396
Pionopsitta barrabandi	2													27	5		424
Pionus menstruus	55													6	3	1	58
unbestimmte Amazonen	4													62	22	2	842
Amazona ochrocephala	7													9	9		91
Amazona farinosa	2													4	6	1	230
Derophtus accipitrinus	8													2	6		44
Tuit huetii														3	11	1	75
T o t a l	9	190	877	1032	428	169	22	1	8	15	106	203	113	9	3182		

Tabelle 8. Beobachtungen fressender Papageien, getrennt nach Tageszeit.

A R T	TAGESZEIT												6.00	7.00	8.00	9.00	10.00	11.00	12.00	13.00	14.00	15.00	16.00	17.00
Ara chloroptera						3	2					1											2	
Ara macao						1	3										1	2				2	1	
Ara ararauna					2	1	3										1							
Ara severa					1	2	1										2	1				1		3
Ara manilata						1	2																	
Aratinga leucophthalmus						4	2																4	2
Aratinga weddellii					1	2											1						1	
Pyrrhura rhodogaster					8	11	7										3	1					3	1
Pyrrhura picta					3	10	23										13	1	1			2	5	8
Brotogetis chrysopterus					5	5	12										2	1				3	3	1
Pionopsitta barrabandi						1	4										1	1	1					
Pionus menstruus						10	23	10									3					4	8	5
Amazona ochrocephala					4	9	12										1						2	3
Amazona farinosa						3	2	1									1						1	
Derophtus accipitrinus					1	8	3	1									1					4	4	3
T o t a l					13	58	117	66	30	7	2	1	3	21	38	18								

Tabelle 9. a. Beobachtungen fliegender Papageien, getrennt nach Monaten.

b. Anzahl Beobachtungsgänge, getrennt nach Monaten.

a. A R T	MONAT	Jan	Feb	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug	Sept	Okt	Nov	Dez
unbestimmte Grossaras			1	1	9	13	20	14	1	1	7	12	
Ara chloroptera			2	3	3	3	6	2	1			4	2
Ara macao	1	7	4	12	13	13	10	6	2	2	4	37	1
Ara ararauna	2	6	1	13	6	6	9	5	6	6	2	8	1
Ara severa		1	8	22	7	7	13	2	1	1	3	7	1
Ara manilata	2	7	14	52	54	54	55	40	11	3	5	17	10
Aratinga leucophthalmus		11	21	39	15	43	43	22	6	4	2	16	8
Aratinga weddellii				3	11	7	9	8	2	1	3	1	
Pyrrhura rhodogaster	2		5	6	19	12	42	23	16	9	13	22	10
Pyrrhura picta			7	20	47	50	92	41	39	37	26	23	14
Brotoyeris chrysopterus			18	23	44	39	82	47	19	30	26	80	16
Tuit huetii			1	1	2		1						
Pionopsitta barrabandi			3	2	7	11	10	6		1	8	9	1
Pionus menstruus			44	91	137	133	169	70	53	25	42	60	15
unbestimmte Amazonen			1	9	6	11	15	8	1	4	3	34	
Amazona ochrocephala			7	9	21	52	64	30	17	7	5	10	7
Amazona farinosa			3	9	11	11	4	2	1	1		7	
Derophtus accipitrinus	1	1	9	5	5	10	12	13	2	3	3	14	3
T o t a l		8	125	234	460	447	656	339	178	135	152	361	89
b. Anzahl Beobachtungsgänge		3	22	37	41	38	49	30	14	9	12	40	16

Tabelle 10. Die Gewichte der einzelnen Arten. Werte in Klammern sind Schätzungen. n = Anzahl Individuen, m = Durchschnitt, S = Standardabweichung.

	n	Gewicht in Gramm		
		Variationsbereich	m	S
<i>Ara chloroptera</i>	4	1250-1344	1291	48
<i>Ara macao</i>	1		1060	
<i>Ara ararauna</i>	1		1000	
<i>Ara severa</i>	2	364-442	403	55
<i>Ara manilata</i>			(420)	
<i>Aratinga leucophthalmus</i>	8	140-221	176	25
<i>Aratinga weddellii</i>			(105)	
<i>Pyrrhura rhodogaster</i>	4	80-94	89	6
<i>Pyrrhura picta</i>	14	52-70	60	4,6
<i>Brotogeris chrysopterus</i>	10	54-80	70	7,6
<i>Tuit huetii</i>			(56)	
<i>Pionopsitta barrabandi</i>	4	175-190	183	6,5
<i>Pionus menstruus</i>	4	234-280	256	21
<i>Amazona ochrocephala</i>	5	405-500	447	41
<i>Amazona farinosa</i>			555	
<i>Derophtus accipitrinus</i>	5	248-300	275	22

Tabelle 11.

Gewichtsunterschiede zwischen den Arten. Die Gewichte der einzelnen Arten wurden einander gegenübergestellt und jeweils das Gewicht der schwereren Art durch jenes der leichteren geteilt. Die Ergebnisse stehen in den entsprechenden Feldern der Tabelle. Ara manilata als Nahrungsspezialist und Tuit huetii als nicht ansässige Art stehen in Klammern.

schwerere Art leichtere Art														
	Pyrrhura picta	Brotopterus chrysopterus	Pyrrhura rhodogaster	Aratinga weddellii	Aratinga leucophthalma	Aratinga weddellii	Aratinga leucophthalma	Pionus menstruus	Pionus menstruus	Deropitrus accipitrinus	Ara severa	Ara manilata	Amazona farinosa	Amazona ochrocephala
(Tuit huetii)	(1.07	1.25	1.59	1.88	3.14	3.27	4.57	4.91	7.20	7.50	7.98	9.91	17.86	18.93
Pyrrhura picta		1.17	1.48	1.75	2.93	3.05	4.27	4.58	6.72	7.0	7.45	9.25	16.67	17.67
Brotopterus chrysopterus			1.27	1.50	2.51	2.61	3.66	3.93	5.76	6.0	6.39	7.93	14.29	15.14
Pyrrhura rhodogaster				1.18	1.98	2.06	2.88	3.09	4.53	4.72	5.02	6.24	11.24	11.91
Aratinga weddellii					1.68	1.74	2.44	2.62	3.84	4.0	4.26	5.29	9.52	10.10
Aratinga leucophthalma						1.04	1.45	1.56	2.29	2.39	2.54	3.15	5.68	6.02
Pionopsitta barrabandi							1.40	1.50	2.20	2.30	2.44	3.03	5.46	5.79
Pionus menstruus								1.07	1.57	1.64	1.75	2.17	3.91	4.14
Deropitrus accipitrinus									1.47	1.53	1.63	2.02	3.64	3.85
Ara severa										1.04	1.11	1.38	2.48	2.63
(Ara manilata)											1.06	1.32	2.38	2.52
Amazona ochrocephala												1.24	2.24	2.37
Amazona farinosa													1.80	1.91
Ara ararauna														1.06
Ara macao														1.22

Tabelle 12. Proportion Schnabelbreite zu Schnabellänge. Die Schnabellänge wurde durch die Schnabelbreite geteilt. n = Anzahl Individuen, m = arithmetisches Mittel, SE = Standardfehler.

	n	Variations- bereich	m	SE
<i>Ara chloroptera</i>	9	1,74-1,97	1,89	0,072
<i>Ara macao</i>	6	1,76-1,91	1,84	0,063
<i>Ara ararauna</i>	4	1,95-2,14	2,03	0,083
<i>Ara severa</i>	6	1,74-1,85	1,80	0,045
<i>Ara manilata</i>	7	1,53-1,66	1,61	0,051
<i>Aratinga leucophthalmus</i>	21	1,32-1,62	1,47	0,081
<i>Aratinga weddellii</i>	3	1,43-1,46	1,45	0,018
<i>Pyrrhura rhodogaster</i>	8	1,33-1,49	1,41	0,048
<i>Pyrrhura picta</i>	14	1,27-1,51	1,33	0,059
<i>Brotogeris chrysopterus</i>	11	1,46-1,84	1,75	0,110
<i>Pionopsitta barrabandi</i>	10	1,51-1,77	1,63	0,087
<i>Pionus menstruus</i>	21	1,42-1,69	1,55	0,063
<i>Tuit huetii</i>	2	1,56-1,64	1,60	0,053
<i>Amazona ochrocephala</i>	4	1,50-1,60	1,56	0,043
<i>Amazona farinosa</i>	10	1,52-1,72	1,62	0,070
<i>Deropterus accipitrinus</i>	9	1,41-1,65	1,52	0,075

Tabelle 13. Proportion Schnabelhöhe zu Schnabellänge. Die Schnabellänge wurde durch die Schnabelhöhe geteilt. n = Anzahl Individuen, m = arithmetisches Mittel, SE = Standardfehler.

	n	Variations- bereich	m	SE
<i>Ara chloroptera</i>	9	0,92-0,98	0,96	0,019
<i>Ara macao</i>	6	0,87-0,95	0,92	0,029
<i>Ara ararauna</i>	4	0,98-1,04	1,01	0,028
<i>Ara severa</i>	6	0,93-1,00	0,96	0,025
<i>Ara manilata</i>	7	0,78-0,87	0,83	0,034
<i>Aratinga leucophthalmus</i>	21	0,73-0,89	0,81	0,036
<i>Aratinga weddellii</i>	3	0,83-0,89	0,86	0,028
<i>Pyrrhura rhodogaster</i>	6	0,79-0,83	0,81	0,016
<i>Pyrrhura picta</i>	15	0,73-0,85	0,78	0,029
<i>Brotogeris chrysopterus</i>	11	0,87-1,10	1,02	0,056
<i>Pionopsitta barrabandi</i>	10	0,87-1,03	0,94	0,049
<i>Pionus menstruus</i>	20	0,85-0,95	0,89	0,028
<i>Tuit huetii</i>	2	0,98-0,98	0,98	0,001
<i>Amazona ochrocephala</i>	5	0,88-0,92	0,90	0,021
<i>Amazona farinosa</i>	10	0,84-0,97	0,90	0,038
<i>Derophtus accipitrinus</i>	9	0,81-0,87	0,85	0,023

9. ABBILDUNGEN

- Abbildung 1. Der Núcleo Pioneiro Humboldt liegt am Oberlauf des Rio Aripuanã beim Dorfe Aripuanã, im Norden des brasilianischen Staates Mato Grosso. Aripuanã findet sich ungefähr in der Mitte zwischen Manaus und Cuiabá, von den beiden Orten je etwas mehr als 800 km entfernt.
- Abbildung 2. Mittlere tägliche Sonnenscheindauer (in Stunden) im Laufe des Jahres. Das Jahresmittel von 1977 betrug 5,21 Stunden, 1978 war es 5,35 Stunden. Die Daten stammen von einer kleinen meteorologischen Station des INPA (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia) in Aripuanã. In den Monaten Mai und Juni 1979 sind die Daten lückenhaft.
- Abbildung 3. Niederschlagsdauer pro Monat (in Stunden) im Laufe des Jahres. Das Jahrestotal von 1977 betrug 344,8 Stunden, 1978 war es 306,6 Stunden. Hier sind auch die Daten vom April 1979 unvollständig.
- Abbildung 4. Verteilung der Niederschlagsmenge auf die Monate. 1977 betrug das Jahrestotal 2290 mm, 1978 war es 2044 mm.
- Abbildung 5. Kartenskizze des Untersuchungsgebietes. Der eingezeichnete Buritisal war Aufenthaltsort der ansässigen Gruppe von Ara manilata.
- Abbildung 6. Tageszeitliche Häufigkeitsverteilung der Beobachtungen (schraffierte Säulen) verglichen mit der tageszeitlichen Häufigkeitsverteilung der Beobachtungsstunden (punktierte Säulen).
- Abbildung 7. Vergleich der Brutzeiten.

Abbildung 8. Detaillierte Futterpflanzenliste. Eingetragen ist die Anzahl der Beobachtungen. Blossе Zahlen zeigen an, dass von der entsprechenden Pflanze die Früchte gefressen werden, bei Zahlen mit * sind es die Blüten und bei Zahlen mit † Früchte und Blüten.

Die Papageienarten in den Abbildungen 8 bis 11:

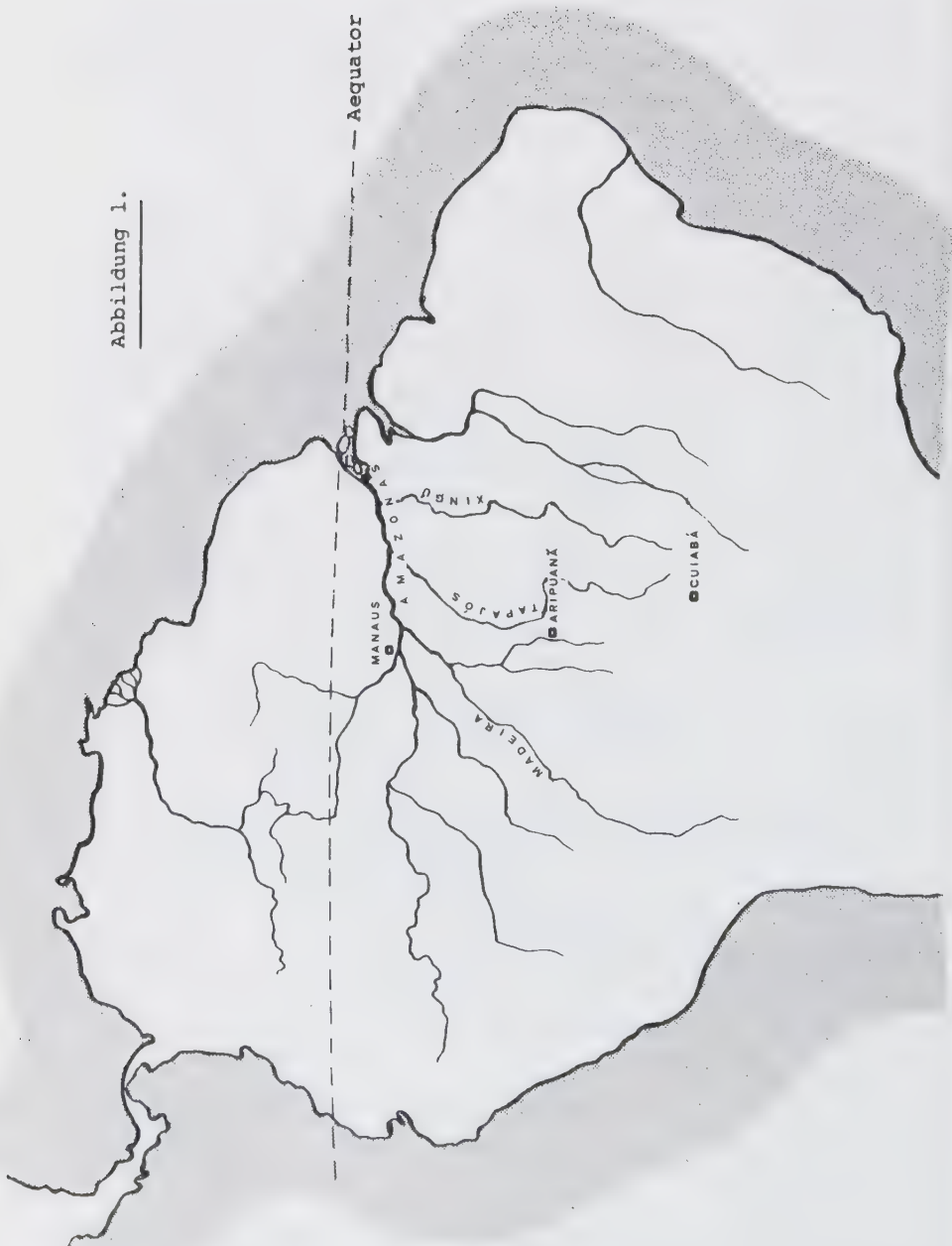
1 = Ara chloroptera, 2 = Ara macao, 3 = Ara ararauna, 4 = Ara severa, 5 = Ara manilata, 6 = Aratinga leucophthalmus, 7 = Aratinga weddellii, 8 = Pyrrhura rhodogaster, 9 = Pyrrhura picta, 10 = Brotogeris chrysopterus, 11 = Pionus menstruus, 12 = Pionopsitta barrabandi, 13 = Amazona ochrocephala, 14 = Amazona farinosa, 15 = Deroptyus accipitrinus, 16 = Tuit huetii.

Abbildung 9. Beziehung zwischen der Oberschnabellänge und dem Gewicht. Papageienarten wie in Abbildung 8.

Abbildung 10. Beziehung zwischen Gewicht und Schnabelproportion; die Schnabelproportion wird aus Schnabellänge/Schnabelbreite berechnet. In jeder Richtung geben die Striche zweimal den Standardfehler. Papageienarten wie in Abbildung 8.

Abbildung 11. Beziehung zwischen Gewicht und Schnabelproportion, die hier aus Schnabellänge/Schnabelhöhe berechnet wird. In jeder Richtung geben die Striche zweimal den Standardfehler. Papageienarten wie in Abbildung 8.

Abbildung 1.



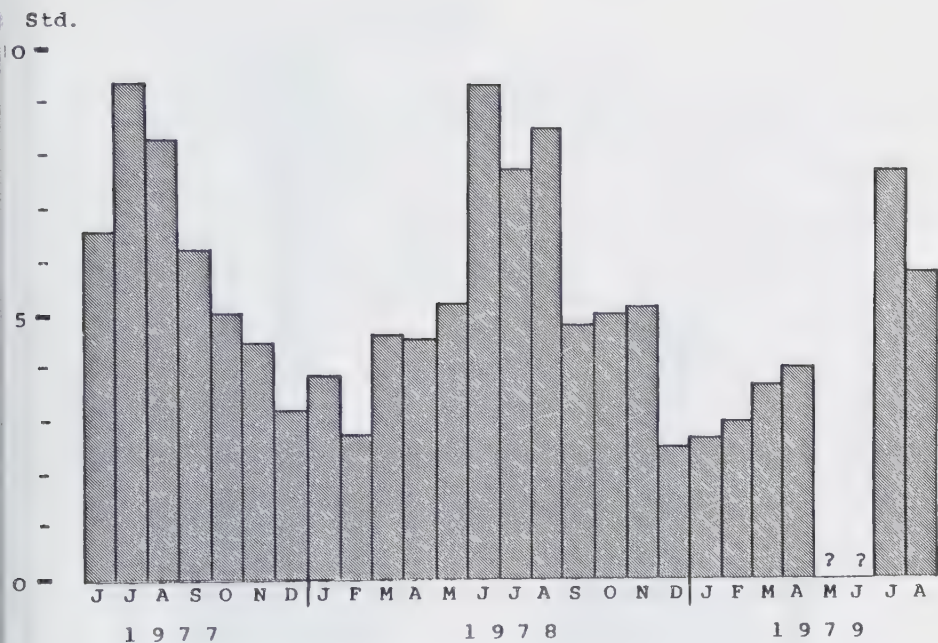


Abbildung 2.

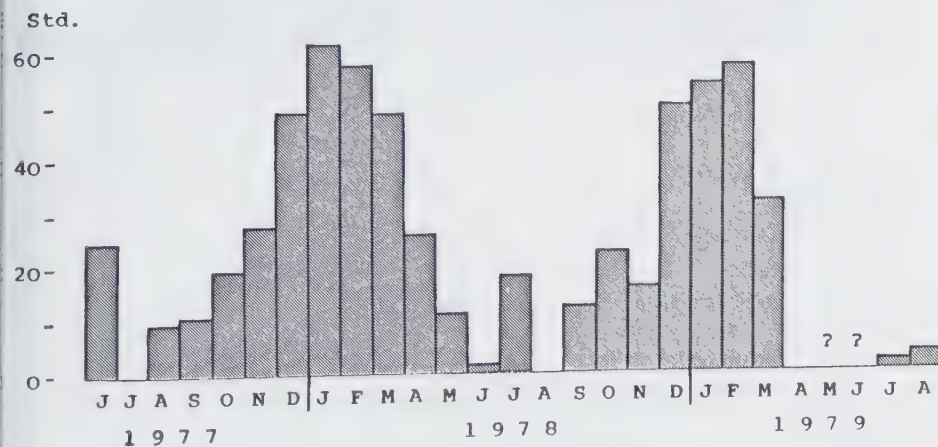


Abbildung 3.

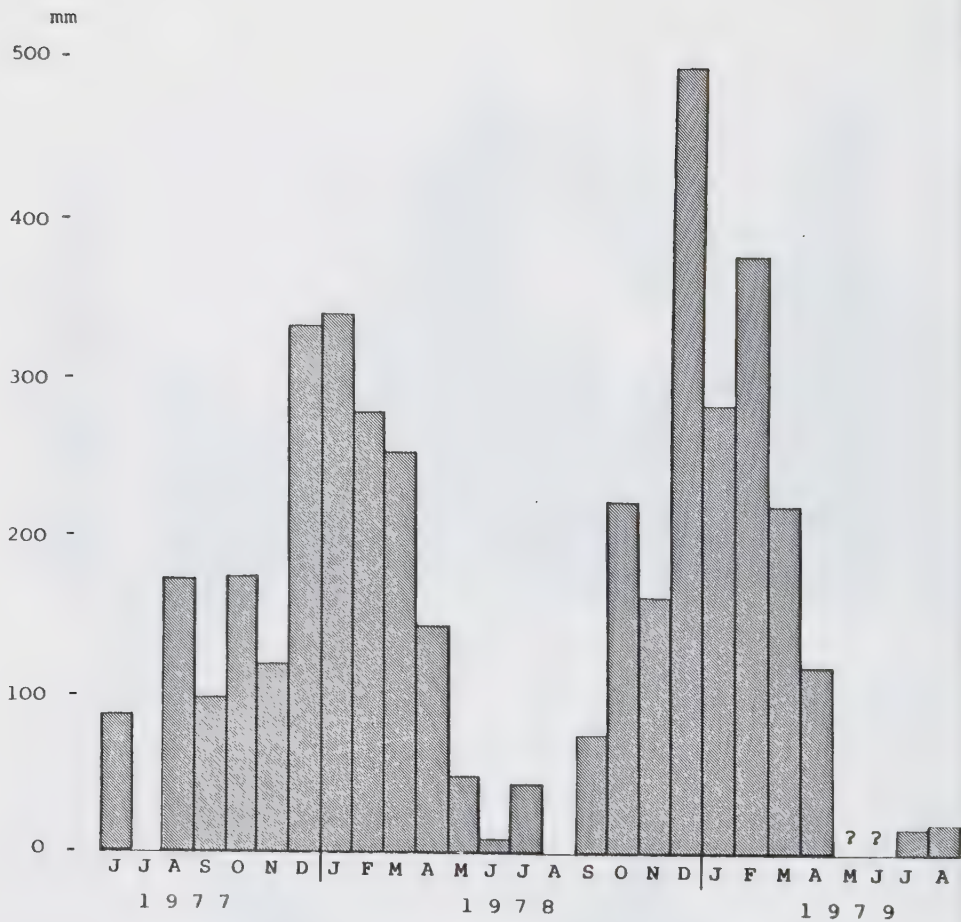


Abbildung 4.

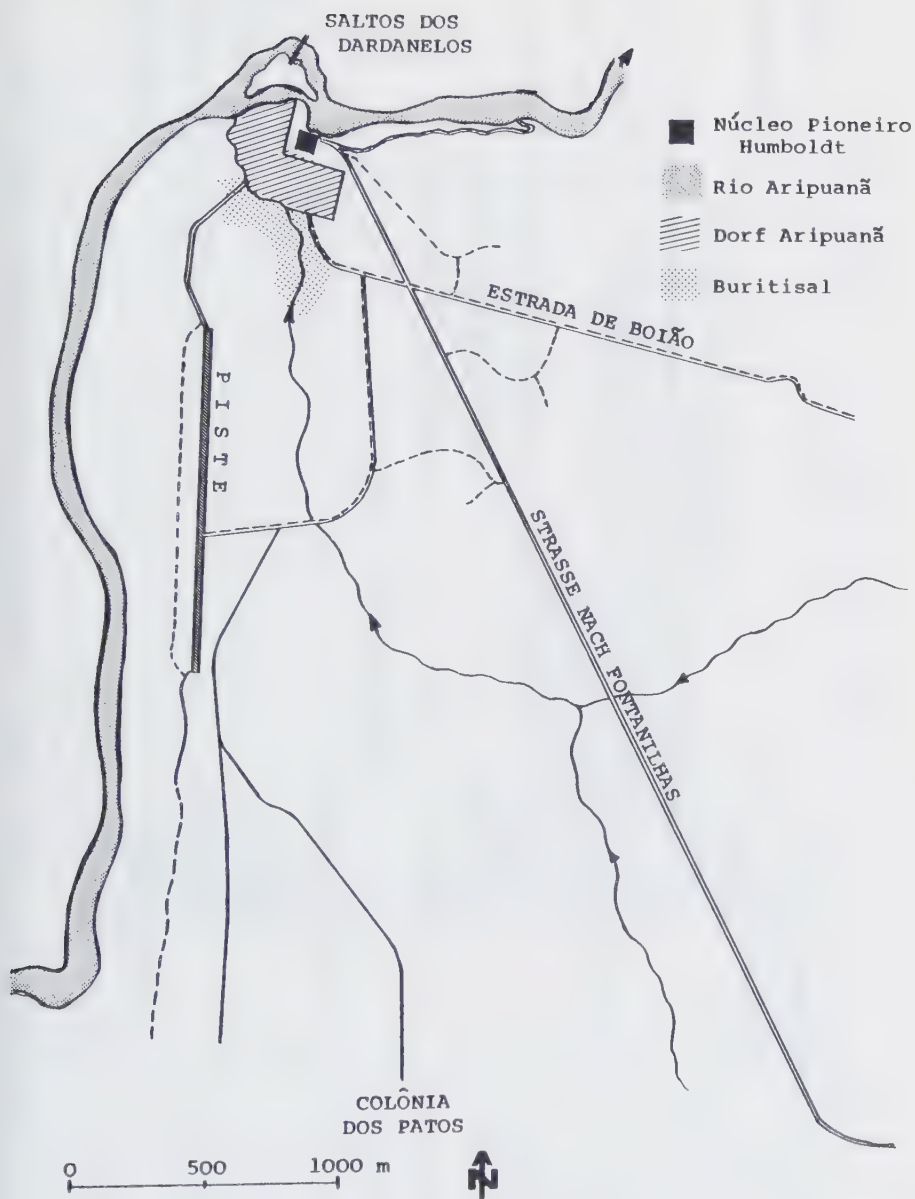


Abbildung 5.

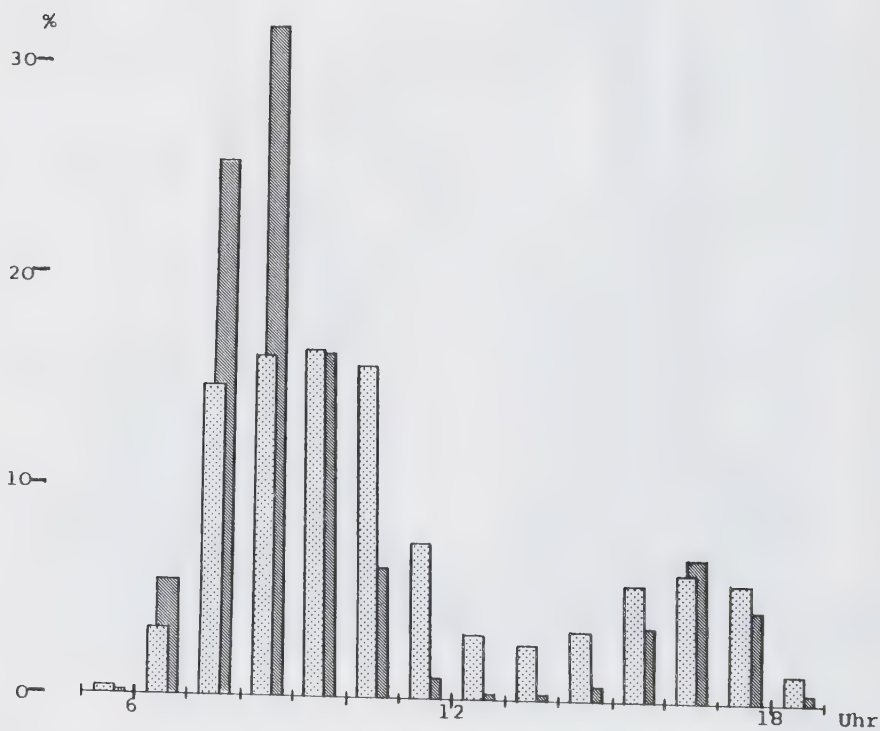


Abbildung 6.

A R T	M O N A T	Jan	Feb	März	April	Mai	Juni	Juli	Aug	Sept	Okt	Nov	Dez
Ara chloroptera		■			■								
Ara macao		■										■	
Ara ararauna									■			■	
Ara severa		■									■		
Ara manilata		■											■
Aratinga leucophthalmus		■		■									
Aratinga weddellii					■								
Pyrrhura rhodogaster			■		■						■		
Pyrrhura picta													■
Brotogetis chrysopterus													■
Tuit huetii		■									■		
Pionopsitta barrabandi		■										■	
Pionus menstruus													■
Amazona ochrocephala													■
Amazona farinosa			■									■	
Derophtys accipitrinus		■		■									■

Abbildung 7.

PFLANZEN- FAMILIE und -ART	PAPAGEIEN- ART														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<u>ANNONACEAE</u>															
Bocageopsis multiflora										1					
<u>APOCYNACEAE</u>															
Aspidosperma carapanauba													4	1	
Couma macrocarpa														1	
Couma guianensis	1														
<u>BIGNONIACEAE</u>															
spec. indet.														1	
<u>BOMBACACEAE</u>															
Bombax paraense										2					
Bombax spec.										5					
Eriotheca globosa										*1					
<u>BORAGINACEAE</u>															
Cordia spec.									1						
<u>BURSERACEAE</u>															
Protium spec.									1						2
Tetragastris altissima						1		1					4		
Trattinikia spec.	1														
<u>CARICACEAE</u>															
Jacaratia spinosa				2											
<u>CARYOCARACEAE</u>															
Caryocar glabrum	1														
Caryocar villosum	1		1												
<u>CELASTRACEAE</u>															
Goupia glabra	1			1		6	1	7	28	3	11		2	1	1
<u>COCHLOSPERMACEAE</u>															
Cochlospermum orinocense									10	*1	1				

PFLANZEN- FAMILIE und -ART	PAPAGEIEN- ART														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<u>CUCURBITACEAE</u>															
Cayaponia rigida															1
<u>EUPHORBIACEAE</u>															
Alchornea discolor								1							
Alchornea spec.									1						
Drypetes spec.									1						
<u>GUTTIFERAE</u>															
Rheedia brasiliensis		1													
Symphonia globulifera									*1	*3					*1
Vismia cayenensis								1							
<u>HUMIRIACEAE</u>															
Endopleura uchi	1														
<u>LAURACEAE</u>															
Ocotea spec.															1
<u>LECYTHIDACEAE</u>															
Allantoma lineata						1									
Bertholletia excelsa	1		1					*1	*1	*3			*2		
Couratari macrocarpa		1							*6	*7			*2		
Couratari stellata		1									1				
<u>LEGUMINOSAE: MIMOSOIDAE</u>															
Copaifera multijuga														1	
Copaifera spec.											1				
Enterolobium schomburgkii													3		
Enterolobium maximum														1	
Inga edulis							1								
Inga ingoides											2				
Inga lateriflora											2				
Inga nobilis											2				
Inga splendens											1		1		

Abbildung 8. (Fortsetzung 1)

PFLANZEN- FAMILIE und -ART	PAPAGEIEN- ART														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<u>MORACEAE</u>															
Bagassa guianensis				1					5		1				
Brosimum potabile															
Castilla spec.															1
Cecropia spec.								1	5						1
Clarisia racemosa													1		
Coussapoa trinervis								3	3						
Ficus frondosa					*1					9		2			
Ficus spec.															
Ficus spec.				1					1				1		
Pisidium spec.		1						1			1				
Pourouma acuminata									2				1		
Pourouma minor								1	2		1	1			1
Pourouma spec.											1				
Pseudolmedia laevis								1			10	1	1		1
<u>MYRISTICACEAE</u>															
Iryanthera grandis											1				
<u>MYRTACEAE</u>															
Eugenia biflora											1				
Eugenia spec.								4	1	1			2	4	1
<u>OLACACEAE</u>															
Heisteria spruceana									4			1			
<u>PALMAE</u>															
Euterpe spec.				1				1	1	10					2
Astrocaryum spec.			1	1											5
Mauritia spec.															
Gulielma spec.															
Maximiliana regia				1											
Orbignya martiana		1	3	2											
		1													

Abbildung 8. (Fortsetzung 3)

PFLANZEN- FAMILIE und -ART	PAPAGEIEN- ART														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<u>RUBIACEAE</u>															
Alibertia edulis						3									
<u>RUTACEAE</u>						3									
Fagara spec.															
Zanthoxylum rhoifolium								2							
Zanthoxylum spec.	1														
Zanthoxylum spec.							6				1				
<u>SAPOTACEAE</u>															
Manilkara huberi													2		
Micropholis venulosa							1								
Pouteria calmjito			1								2				
Pouteria guianensis											1				
Pouteria spec.		2									11		1		2
Pouteria spec.													2		1
Pouteria spec.											1				
<u>TILIACEAE</u>															
Mollia spec.	1														
Apeiba tibourbou		1													
<u>TRIGONIACEAE</u>															
Trigonostemon laevis								1							
<u>ULMACEAE</u>															
Trema micrantha								5	15						
<u>VOCHYSIACEAE</u>															
Vochysia spec.													1		1

Abbildung 8. (Schluss)

Oberschnabel-
länge
(OSL in mm)

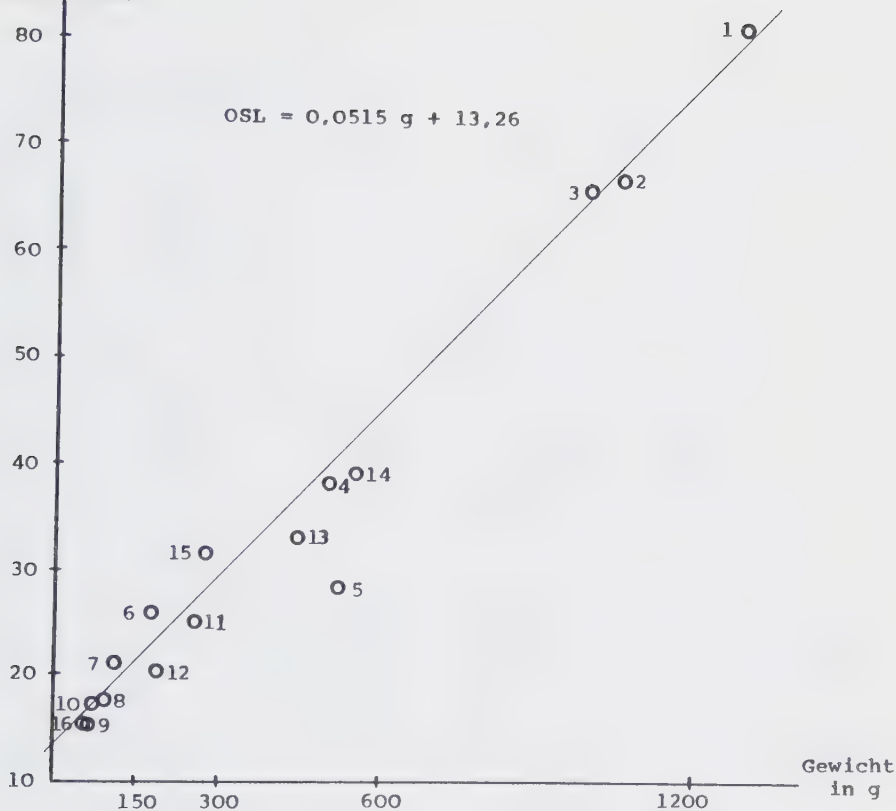


Abbildung 9.

Schnabellänge/Schnabelbreite

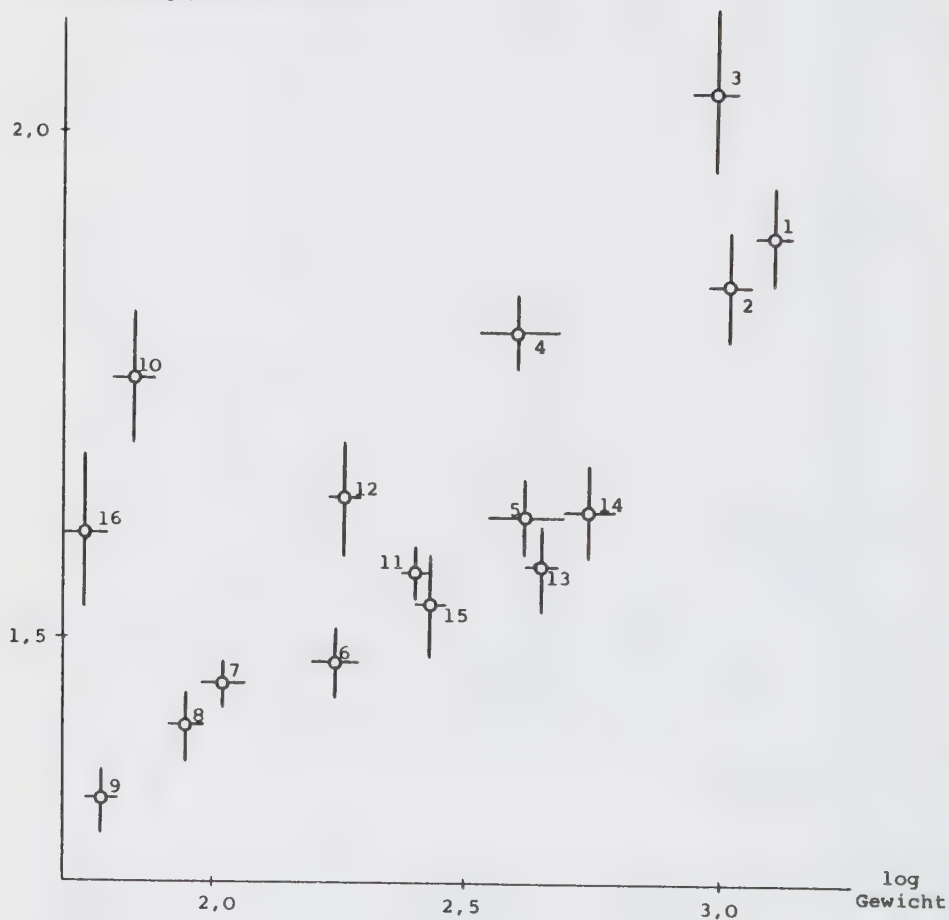


Abbildung 10.

Schnabellänge/Schnabelhöhe

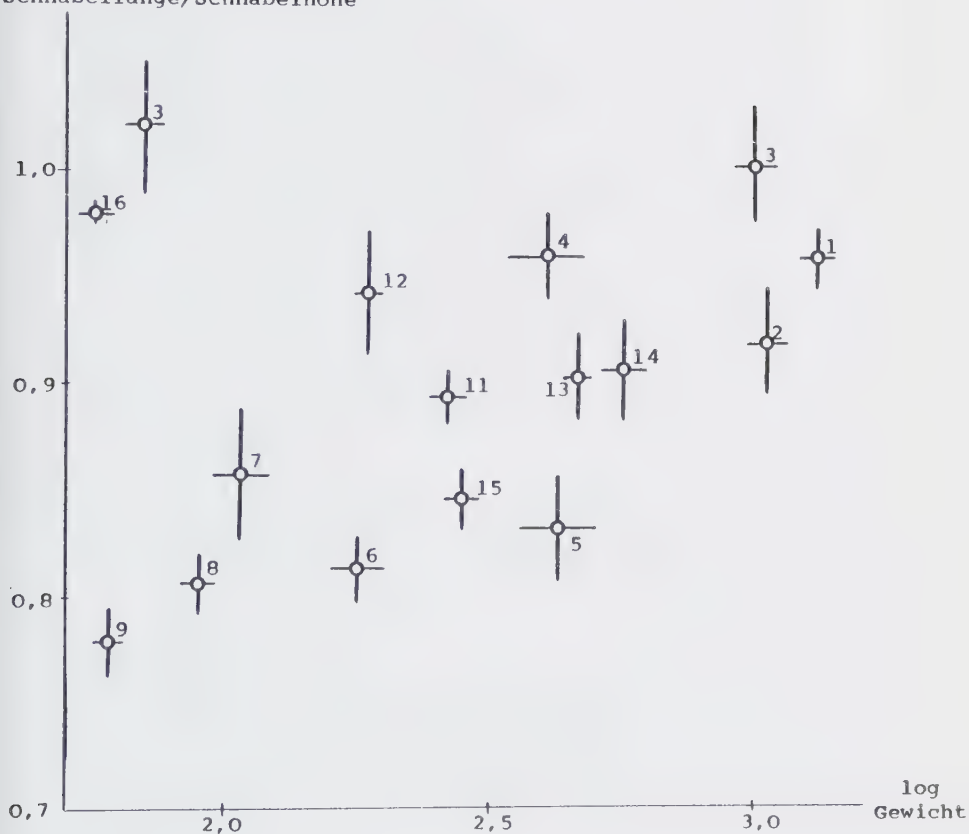


Abbildung 11.

C U R R I C U L U M V I T A E

Paul Georg R O T H von Dietikon, ZH.

geboren am 1. April 1946 in Dietikon.

1959 - 1967 Gymnasium an der Stiftsschule in Einsiedeln.

1967 Abschluss mit Matura Typus A.

1967 - 1973 Zoologiestudium an der Universität Zürich.

Sommer 1973 Diplom als Naturwissenschaftler (phil. II),
Hauptfach Zoologie. Diplomarbeit: "Die Standorte
der Balzplätze beim Auerhuhn, Tetrao urogallus."

1973 -1975 Assistent in der Gruppe für Ethologie und Wild-
forschung der Universität Zürich.

1976/1977 beratender Zoologe am Zoo von Londrina, Paraná,
in Brasilien.

April - Juli 1976 Studium an der ornithologischen Sammlung
des Museu Nacional in Rio de Janeiro.

August 1976 ornithologische Feldarbeit in den Staaten Bahia
und Piauí in Brasilien unter der Leitung von Dr. Helmut
Sick.

1977 -1979 Feldarbeit zur Dissertation im Núcleo Pioneiro
Humboldt in Aripuanã, Mato Grosso, Brasilien, am
Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA).

1979/1980 Assistent am Zoologischen Museum der Universität
Zürich.

